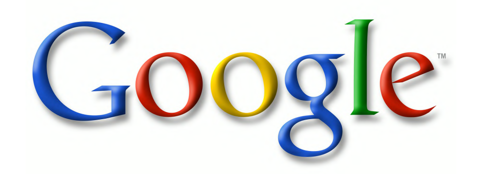
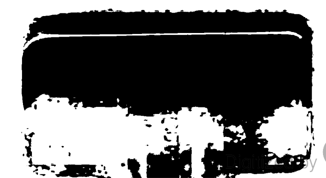






Da infolge langen Ausbleibens einiger Revisionsbogen der XIII. Band noch nicht zum Abschluß gebracht werden konnte, so gelangt das vorliegende Heft schon jetzt zur Ausgabe. Wir hoffen das 3. (Schluß-) Heft des XIII. Bandes noch im Laufe des Januar nachliefern zu können.



Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn,

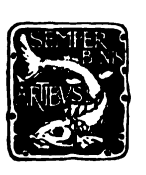
herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann und **Dr. S. von Prowazek**
Berlin. Hamburg.

Vierzehnter Band.

Mit 19 Tafeln und 129 Textfiguren.



JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1909.



Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

Seite

Krassilstschik, J. M.: Über neue Sporozoen bei Insekten. (Mit Tafel I—VI und 17 Textfiguren) 1

Awerinzew, S.: Studien über parasitische Protozoen. I. (Mit Tafel VII u. VIII) 74

Keysselitz, G. u. Mayer, Martin: Zur Ätiologie der Varicellen. (Mit Tafel IX) 113

Zweites Heft.

Schröder, Olaw: Thelohania chaetogastris, eine neue in Chaetogaster diaphanus Gruith schmarotzende Microsporidienart. (Mit Tafel X) 119

Borgert, A.: Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H. II. Teil. (Mit Tafel XI—XVII und 21 Textfiguren) 134

Hartmann, Max: Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. (Mit 27 Textfiguren) 264

Drittes Heft.

Awerinzew, S.: Studien über parasitische Protozoen. II. (Mit 16 Textfiguren) 335

Friedrich, Ludwig: Über Bau und Naturgeschichte des Trypanoplasma helicis Leidy. (Mit 48 Textfiguren) 363

Swarczewsky, B.: Zur Kenntnis der Allogromia ovoidea (Rhumbl.). (Mit Tafel XVIII u. XIX) 396

Über neue Sporozoen bei Insekten,

die von Bedeutung für die Systematik der Sporozoen sind.

Von

J. M. Krassilstschik (Kischinew, Südrußland).

(Hierzu Tafel I—VI und 17 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort 2

Kapitel I.

Untersuchungsmaterial und Untersuchungsmethoden 3

Über die Vererblichkeit der Microklossiakrankheit 9

Die Entwicklungsgeschichte der *Microklossia prima* 10

Die Agamogonie der *Mikroklossia prima* 12

Die Gametogonie der *Microklossia prima* 14

Die geschnabelte Microklossia (*Microklossia apiculata*) 20

Der Copulationsprozeß 26

Kapitel II.

Die Entwicklung der Protoblasten in der Oocyste (Blastogonie) 31

Die Vermehrung der Protoblasten 33

Kapitel III.

Das Schicksal der Deutoblasten und die Bildung der Tritoblasten . . . 39

Über die Teilung des Kernes im Deutoblasten 42

Die Bildung der Teloblasten 43

Den Microklossiasporen ähnliche Sporen im Leibe der schwarzen Schabe 45

Kapitel IV.

Das Verhalten der Microklossien zum Darmschlauch der Raupen, Puppen und Schmetterlinge der Sticticalis 47

Die mit den Microklossiaparasiten in der Epithelzelle zu verwechselnden Normalgebilde im Raupendarme 49

Seite
Untersuchungen an lebendem Material 51
Die Sporoblasten in den Puppen und Schmetterlingen der Sticticalis . . 53
Die Beziehungen der Parasiten zu den Organen des Schmetterlings . . . 55
Kapitel V.
Über die Sporozoen der *Mamestra oleracea* 57
Kapitel VI.
Über die Sporozoen der *Aporia crataegi* 60
Kapitel VII.
Schlußbetrachtungen 63
Literaturverzeichnis 65
Tafelerklärung 66

In der vorliegenden Arbeit handelt es sich hauptsächlich um einige neue Sporozoen, die von sehr großem systematischen Interesse zu sein scheinen. Ihr ziemlich komplizierter Entwicklungscyclus ist von mir in allen Details und fast vollständig erschöpft worden. Nun hat es sich aber herausgestellt, daß ihrer Entwicklungsgeschichte nach, unsere Sporozoen zu keiner der jetzt bekannten Sporozoenordnungen gezählt werden können. Vielmehr nimmt dieselbe eine Zwischenstufe ein zwischen Coccidien und Myxosporodien, indem die erste Hälfte ihrer Entwicklung genau dieselben Phasen durchmacht, wie echte Coccidien (richtiger Telosporidien). Es folgt also Schizogonie, Gametogonie, Copulation und Oocystenbildung; in ihrer zweiten Hälfte dagegen durchläuft die Entwicklung dieselben Phasen, welche für Myxo- resp. Microsporidien (kurz Neosporidien) charakteristisch sind, nämlich: endogene Knospung und Bildung von Sporoblasten inmitten des Oocystenleibes, Bildung von „Lücken“ im Sinne Dofleins inmitten des Oocystenleibes rings um die Sporoblasten und endgültige Bildung von Sporen in den letzteren, die eine Schale besitzen und mit den Sporen der Micro- und Sarcosporidien identisch zu sein scheinen.

Solche Duplizität der Entwicklungsgeschichte unserer neuen Sporozoen, welche ja auch bei anderen verwandten Formen entdeckt werden wird, führt zu dem Gedanken hin, daß das, was wir bis jetzt von den echten Neosporidien wußten, nur ein Bruchteil und zwar nur die zweite Hälfte des ganzen Entwicklungscyclus dieser Sporozoen darstellt. Dieser, sozusagen neosporidialen Hälfte der Entwicklung muß noch eine erste telosporidiale Hälfte vorangehen.

Letztere müßte jetzt nachträglich aufgesucht werden und zwar mittels Untersuchungen, zu denen in meiner vorliegenden Arbeit die nötigen diesbezüglichen Anhaltspunkte und Angaben angedeutet sind.

Eine ausführliche Mitteilung über die Ergebnisse meiner Untersuchungen habe ich noch im April und Mai 1905 in der Société de Biologie zu Paris gemacht und sind die bezüglichen Mitteilungen in den Comptes rendus der französischen biologischen Gesellschaft abgedruckt.[1]) Meine erste vorläufige Mitteilung über diesen Gegenstand ist im russischen Journale „Choziain“ (Der Landwirt) im Jahre 1902 Nr. 1 abgedruckt. Schon in dieser Mitteilung habe ich die neugefundene Sporozoe mit dem Namen „Microklossia“ belegt, womit ich auf die nahen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Microsporidien und typischen Coccidien (Klossien), die unsere neue Sporozoe auf das entschiedenste aufweist, aufmerksam zu machen gesucht habe.[2]) Die ausführliche Arbeit mit den dazu gehörigen Zeichnungen und Tafeln kann erst jetzt, wegen der Schwierigkeiten der in Rede stehenden Untersuchungen, veröffentlicht werden.

Ein Teil der vorliegenden Arbeit ist im Institut Pasteur zu Paris, die Zeichnungen und die Vorbereitung der Arbeit zum Drucke im Zoologischen Institut der Universität zu Berlin ausgeführt worden. Ich halte es für meine angenehmste Pflicht, hier den geehrten Professoren Herren E. Roux, E. Metschnikow und F. E. Schultze für den mir gestatteten Arbeitsraum meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Kapitel I.

1. Untersuchungsmaterial.

In den Jahren 1899 bis 1902 wimmelte es im ganzen südlichen Rußland von kleinen Schmetterlingen des *Eurycreon* (*Phlyctaenodes*) *sticticalis*. Die ungemein große Oberfläche Südrußlands von unseren westlichen Grenzen mit Rumänien und Österreich-Ungarn an bis zur Stadt Tomsk in Sibirien, und von der Parallele von Moskau bis

[1]) Sur une affection parasitaire des Lépidoptères produite par un Sporozoaire nouveau (Microklossia prima) Communication préliminaire de J. Krassilstschik in Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, Seances du 8. Avril et du 6. Mai 1905 p. 656 et 736.

[2]) Siehe: „Ein neuer Feind des Eurycreon sticticalis“. in: „Choziain“ (Der Landwirt), St. Petersburg 1902 Nr. 1. (Russisch.)

zum Schwarzen und Kaspischen Meere, auch Transkaspien, wurde vom Schmetterlinge eingenommen. Unzählige Miriaden von Raupen des Schmetterlinges verursachten unseren Kulturpflanzen großen Schaden. Im Dezember des Jahres 1901 wurde ich vom Bureau für Entomologie unseres Ministeriums für Ackerbau, dessen Mitglied zu sein ich die Ehre habe, beauftragt, den Schädling etwas näher zu untersuchen. Dank meiner langjährigen Beschäftigung mit Krankheiten bei Insekten, lenkte ich meine Aufmerksamkeit in erster Linie auf den Gesundheitszustand der zu untersuchenden Raupen und in der Tat konnte ich mich sofort überzeugen, daß die Mehrzahl derselben an einer heftigen Sporozoenkrankheit litt. Ich verfügte daher über ein sehr reiches Material an Raupen, Puppen und Schmetterlingen des *Sticticalis*, die auf verschiedenen Stufen der Krankheit standen. Jedoch ist zum Ende des Jahres 1903 der Schmetterling in ganz Rußland fast vollständig verschwunden, was, wie wir später sehen werden, für die vollkommene Beendigung meiner Untersuchungen etwas von Nachteil war.

Untersuchungsmethoden.

A. Konservierungsmethoden.

Meine Untersuchungen verfolgte ich einerseits an lebendem Material in physiologischer Lösung mit oder ohne Eiweiß. In mehreren Fällen unternahm ich die Färbungen auf dem Objektträger mittels gesättigter Lösung von Methylengrün in 80 Proz. Alkohol. Auf diese oder jene Weise sind mehrere Tausende von Raupen, Puppen und Schmetterlingen der *Sticticalis* mit Bezugnahme auf die Sporozoe untersucht worden. Andererseits benutzte ich in sehr großem Maßstabe besonders gefärbte Schnittserien aus gut konserviertem Material. Die Konservierungs- sowohl als die Färbungsmethoden wollen wir etwas näher ins Auge fassen.

Ziemlich gute Resultate erzielte ich mittels Fixierung der Objekte in 10 Proz. Formalin oder in den Lösungen von Flemming, Borrell, Hermann und Lyndsay. In diesen Fällen pflegte ich es vorzuziehen, die Insekten mit einer Schere in kleinere Stücke zu zerlegen. Die besten Resultate jedoch konnte ich durch das folgende Verfahren erzielen. Ich sättigte nämlich eine kalte Mischung von Carnoy (also: starke 100proz. Essigsäure, absoluten Alkohol und

Chloroform in gleichen Volumteilen) mit Sublimat binnen 12—18 Stunden. Nach mehrmaligem Schütteln dekantiere ich und bringe dann die Flüssigkeit in ein mit einem breiten Glasstöpsel versehenes Gefäß in das Wasserbad. Nach Erhitzen der Flüssigkeit fängt letztere an zu sieden und unter dem Drucke der Dämpfe von innen wird der Stöpsel mehrere Male emporgehoben. Das Gefäß braucht nur bis $^1/_4$ oder $^1/_3$ seines Volumens gefüllt zu sein. Die zu fixierenden lebendigen Insekten werden direkt oder in einem weitmaschigen Nesseltuch in die siedende Flüssigkeit geworfen und der Stöpsel wiederum zugemacht. Nach weiteren 1—2 Minuten dauernden Sieden wird das Gefäß, unter leichtem Druck auf den Stöpsel, vom Wasserbade abgenommen und auf den Arbeitstisch hingestellt. Das Gefäß fängt an sich abzukühlen, jedoch die Flüssigkeit fährt fort, wie es scheint, heftig zu sieden. Das „Sieden" in der Kälte dauert noch 5—8 Minuten. Das scheinbare „Sieden" erklärt sich ganz einfach dadurch, daß oberhalb der Flüssigkeit im Gefäße sich ein Vakuum gebildet hat, vermöge dessen die ganze Luft aus den Tracheen durch die Stigmen und aus sonstigen Kanälen verjagt und durch die Konservierungsflüssigkeit ersetzt wird. Ist nun die Flüssigkeit in alle Tracheenöffnungen und Kanäle eingedrungen, so hört das „Sieden" auf. Das Eindringen der Flüssigkeit in die inneren Organe und in die innersten Schichten der Gewebe trägt sehr viel zu ihrer besseren Konservierung bei und sind in der Tat die histologischen Befunde in auf diese Weise konservierten Objekten sehr befriedigend.

Nachdem das Sieden sich gänzlich eingestellt hatte, werden die zu untersuchenden Insekten mehrere Male in schwachem Alkohol (40°) ausgewaschen und allmählich in immer stärkeren Alkohol übertragen. Behufs besserer Entfernung des Sublimates setzte ich zum Alkohol etwas Jod hinzu. Endgültig werden die Insekten in absoluten Alkohol übertragen, hernach in eine Mischung von Zedernöl und Alkohol in gleichen Teilen, dann in reines Zedernöl, welches zweimal gewechselt wird. Aus dem Zedernöl kommen die Insekten auf 24 bis 48 Stunden in weiches Paraffin (48 Proz.), hernach auf 1—2 Stunden in etwas festeres Paraffin (52 Proz.), um dann in ganz hartem Paraffin (56 Proz.) eingebettet zu werden.

B. Färbemethoden.

Außer den Färbemethoden nach Gram-Ehrlich (Gentiana-Fuchsin) Heidenhain (Eisen-Hämatoxylin) und Borell (Safranin und Magenta und nachherige Behandlung mit Picro-Indigocarmin), welche nicht

ganz befriedigende Resultate gaben, wendete ich mich zur Romanowsky-Giemsa'schen Methode, welche anfänglich mich ganz im Stiche ließ. Wie bekannt, gibt diese Methode sehr gute Resultate bei Strichpräparaten, in welchen die Microparasiten ihre eklatante Sonderfärbung aufweisen. An Schnitten und Schnittserien, welche für meine Untersuchungen von größter Bedeutung waren, konnte ich anfänglich mittels dieser Methode nichts erzielen. Nach mehreren mühsamen Proben gelang es mir jedoch diese Methode auch für Schnitte und Schnittserien mit dem besten Erfolg zu verwerten.

Man muß nämlich auf folgende Weise verfahren. Bekannterweise enthält die Giemsa'sche Lösung blaue (Azur) und rote (Eosin) Farbe. Entgegen der Meinung Giemsa's darf ich konstatieren, daß schwache Säurelösungen die größten Dienste seiner ausgezeichneten Färbemischung bei mir geleistet haben und leisten können. Gewiß spreche ich hier von Färbungen an Schnitten. Ich habe nämlich festgestellt, daß sehr schwache Säurelösungen fast ausschließlich die blaue Farbe extrahieren, während die rote Farbe nur mobilisiert wird. Wenn nach Behandlung mit der schwachen Säurelösung das Präparat von der Säurelösung direkt in absoluten Alkohol übertragen wird, so verliert das Präparat binnen weniger Sekunden auch die rote Färbung fast gänzlich. Nur hier und da behalten noch die Schnitte etwas von der blauen resp. violetten Farbe, während von roten fast nichts zurückgeblieben ist. Umgekehrt wird die rote Farbe fast gänzlich erhalten, wenn, nach Behandlung der Schnitte mit schwacher Säurelösung, die letzten Spuren derselben mit destilliertem Wasser ausgespült werden. Das Präparat kann nachträglich in absoluten Alkohol gebracht werden, ohne von seiner roten Färbung etwas einzubüßen. Die rote Färbung kann noch mehr verstärkt werden, wenn nach Behandlung mit schwacher Säurelösung das Präparat anstatt mit destilliertem Wasser mittels einer ganz schwachen Eosinlösung (1 : 20000) ausgespült wird. Das nachherige Übertragen des Präparates in absoluten Alkohol schadet der roten Färbung gar nichts. Endlich, falls die gefärbten Schnitte aus der schwachen Säurelösung, anstatt absoluten in 80—90 Proz. Alkohol übertragen und dort nicht lange gehalten werden, so geht die rote Färbung nicht gänzlich verloren.

Mittels dieser zweier Reagentien: sehr schwacher Säuren und Alkohol, von denen jedes für sich die blaue resp. die rote Färbung aus dem Präparate bis zur beliebigen Stufe ausziehen kann, gelingt es, die verschiedenen Nuancen der beiden Farben in den entsprechenden Elementen der Präparate bis zum höchsten Grade zu variieren und

auf solche Weise die lehrreichsten Doppel-, Drei- und Vierfärbungen zu erzielen.

Was nun die Manipulationen selbst anbelangt, so bestehen dieselben in folgendem.

Zuerst muß das Präparat überfärbt werden. Ich nehme eine größere Glasplatte, setze auf ihr 40—50 Tropfen destillierten Wassers, die in Form von zwei Halbmonden, mit ihren freien Spitzen gegeneinander zugewendet, auf die Glasplatte aufgeschlagen werden. Inmitten des so zu entstehenden Kreises bringe ich 5 bis 6 Tropfen der GIEMSA'schen Azur-Eosin-Mischung (bezogen von GRÜBLER in Leipzig). Der Objektträger mit den aufgesetzten Schnittserien wird im voraus in Xylol gesetzt (behufs Entfernen des Paraffins), hernach in Alkohol 100°, dann in 85 Proz., 63 Proz. und endlich in Alkohol 45 Proz. und nachher in ein Gefäß mit destilliertem Wasser, wo die Spuren des Alkohols ausgespült werden.

Der noch ganz nasse Objektträger wird mit den Schnittserien nach unten derart auf die Glasplatte gesetzt, daß die Schnitte gerade auf die Farbentropfen der GIEMSA'schen Lösung passen. Es entsteht sofort ein heftiges Durcheinandermischen der Farbstoffe mit dem Wasser in den Schnitten und in den Halbmonden. Da die Menge der Flüssigkeit eine ziemlich erhebliche ist (bis 60 Tropfen), so setze ich ein paar dünne Kartenstreifen zwischen Glasplatte und Objektträger, was zur besseren Einsammlung der Farblösung zwischen den beiden Gläsern beiträgt. Die Lage des Objektträgers mit den Schnitten nach unten behütet letztere vor Bildung eines Farbenabsatzes in den Schnitten.

Das Präparat bleibt 10—12 Minuten oberhalb der Färbemischung liegen und wird sehr intensiv gefärbt. Es ist ratsam behufs besserer Mischung der Farbe mit dem Wasser, den Objektträger mittels Pinzetten einigemal von der Glasplatte abzuheben und zurückzusetzen.

Während der angezeigten Zeit (10–12 Minuten) werden die Schnitte sehr intensiv gefärbt. Hiernach wird der Objektträger abgehoben und in einem größeren Gefäß reichlich mit Wasser unter der Wasserleitung während 3—5 Minuten gewaschen. Nachträglich wird der Objektträger 2—3 Minuten in destilliertem Wasser gewaschen, wonach zur Entfärbung der Schnitte geschritten wird. Zu diesem Zwecke wird der Objektträger in eine 0,25 proz. Lösung von Salzsäure in destilliertem Wasser gebracht, in welchem es 30—40 Sekunden bis 1—2 Minuten tüchtig bewegt wird. Diese Behandlung der Schnitte muß sehr sorgfältig beaufsichtigt werden und muß

es der praktischen Übung eines jeden Einzelnen überlassen werden, bis zu welchem Grade die Entfärbung dieses oder jenes Präparates geführt werden soll. Ich möchte nur darauf aufmerksam machen, daß von allen Elementen der Schnitte unsere Sporozoe (die Microklossien) am stärksten die blaue Färbung zurückhält und erst in zweiter Linie kommt der Fettkörper der Insekten, der auch größere Affinität zur blauen Farbe aufweist. Ich pflege daher die Schnitte sehr stark (mittels der Säurelösung) zu entfärben. Die Säurelösung wird blau, die Schnitte werden rot. Nur eine stärkere Lupe weist auf, daß inmitten der rotgefärbten Schnitte einzelne Punkte und Streifchen noch blau gefärbt geblieben sind. Dieser Moment ist der geeignetste, den Objektträger aus der Säurelösung in Wasser zu bringen, um die letzten Spuren der Säure zu entfernen. Falls nach Besichtigung im Mikroskop von der blauen Farbe noch immer viel geblieben ist, so muß die Entfärbung in schwacher (0,25 proz.) Salzsäurelösung fortgesetzt werden. Die instruktivsten Färbungen der Microklossien werden in den meist entfärbten (von der blauen Farbe) Präparaten erhalten. Ich muß übrigens auch darauf aufmerksam machen, daß auch der Alkohol verschiedener Stärke, in welchem der Objektträger behufs Ausziehen der roten Farbe, nachträglich übertragen werden wird, auch etwas noch von der blauen Farbe auszieht.

Ist der Grad der gewünschten blauen Färbung erreicht und sind alle Spuren der Säure vom Objektträger entfernt, so bringt man letzteren auf $^1/_2$—2 Minuten in 80—95° Alkohol, um den Überschuß der roten Farbe zu entfernen. Nachher führt man den Objektträger auf 16—20 Sekunden in 100° Alkohol über, dann in Xylol, dann in säurefreien Canadabalsam.

In den auf die eben beschriebene Weise gefärbten Präparaten nehmen die frei im Blute lebenden Microklossien (eigentlich ihr Cytoplasma) eine schöne blaue (von verschiedenen Nuancen) Färbung an, während ihre Kerne rot, Binnenkörper und Chromidialkörner tief blau gefärbt sind. Die Gewebe der Insekten, ihre Blutkörperchen, Oenocyten und Myocyten werden umgekehrt rot gefärbt, während ihre Kerne und Nucleolen eine blaue Färbung einnehmen. Nur das Fettkörpergewebe wird gewissermaßen in demselben Sinne gefärbt wie die freischwimmenden Microklossien (Zellen blau, Kerne rot, Chromatinkörner dunkelblau), nun kann aber dieser Umstand, wie selbstverständlich zu keinen Mißverständnissen führen, weil das Fettgewebe der Insekten morphologisch von den Microklossien himmelweit entfernt ist. Übrigens sind in gelungenen stark entfärbten

Präparaten die Microklossien noch gefärbt, während auch das Fettgewebe seine Färbung schon eingebüßt hat.

Die übliche für die ROMANOWSKY'sche Methode charakteristische Blaufärbung der Sporozoen findet nicht statt an gewissen Stadien der Microklossien, die in den Fettkörper oder in die Darmwandung eingedrungen sind, oder welche sich im Copulationszustand befinden. In all diesen Fällen färben sich die Microklossien und zwar meistens ihre äußere Schicht rot; die übrigen Elemente der Microklossien färben sich in der üblichen Weise.

Über die Vererblichkeit der Microklossiakrankheit.

In jungen *Sticticalis*-Raupen, die aus einer mit Microklossien infizierten Gegend stammen und die als freilebende Raupen ihre erste Häutung schon durchgemacht hatten, ist die Microklossia in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung anzutreffen. Zwar sehen die Räupchen normal aus, klettern lebhaft herum, fressen und reagieren heftig auf die mindeste Berührung. Äußere Zeichen der Ansteckung fehlen gänzlich. Im Darmtractus und in seinen Anhängen ist weder im Lumen noch in deren Wandungen etwas von den Parasiten zu sehen. Jedoch im Blute des Räupchens, im Rückengefäß sowie in seinen Verzweigungen und in den Lagunen gibt es schon ziemlich viele Microklossiaorganismen auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Ausschließlich frühe Entwicklungsstadien findet man im Blute der ganz jungen Räupchen des ersten Alters (die ihre erste Häutung noch nicht durchgemacht hatten). Aus alledem geht hervor, daß diese Räupchen hereditär angesteckt waren. Eine selbständige Ansteckung von außen bleibt ausgeschlossen, weil in den genannten Räupchen weder der Darmkanal, noch die Hypoderma, noch die sonstigen Organe, die mit der Außenwelt kommunizieren, sich als infiziert erweisen. Nur im Blute der jüngsten Räupchen ist die Microklossia schon vorhanden.

In den Raupen des dritten Alters (nach der zweiten Häutung) ist das Blutsystem voll von Microklossia, die schon das Copulationsstadium durchmacht.

Alle Organe der Raupe sind jetzt wie zuvor völlig frei von Parasiten. Die Microklossia hat die Hauptstadien ihrer Entwicklung schon durchgemacht und fängt diejenigen an, welche für den Zustand post copulationem charakteristisch sind (Näheres unten). Jeden-

falls fängt erst jetzt die Microklossia an in die Organe der Raupe einzudringen (in das Fettgewebe, Darmwand, Darmlumen usw.) um von hier nach der Außenwelt hin ausgeführt zu werden. Es müssen somit die eben geschilderten Raupen die Elemente der Microklossia schon von Geburt an besessen haben. Über den Einfluß der Microklossia-Krankheit auf die Eierstöcke des Schmetterlings siehe unten.

Zwei Species der Microklossia.

Wie wir alsbald sehen werden, ist die Entwicklungsgeschichte der Microklossia eine ziemlich komplizierte. Die Untersuchung wurde noch mehr erschwert durch den Umstand, daß in den *Sticticalis* zwei Arten der Microklossia beisammen lebten. Die eine nannte ich *Microklossia prima*, die andere *Microklossia apiculata*.

Ein Blick auf Taf. I und Taf. II genügt, um die Unterschiede zwischen den beiden zu sehen. Auf Taf. I ist die *M. prima*, auf Taf. II die *M. apiculata* abgebildet. Die zugehörigen Beschreibungen der beiden Sporozoen sowie ihre Entwicklungsgeschichte werden unten auseinander gesetzt werden. Ich muß hinzufügen, daß es mir nur in Ausnahmefällen gelungen ist die *M. prima* isoliert in den *Sticticalis*raupen anzutreffen. Von isolierten *M. apiculatis* ist mir nichts begegnet, was seinen Grund darin haben mag, daß ich auf das Vorhandensein zweier verschiedener Microklossiaspecies etwas spät aufmerksam wurde und zwar zu einer Zeit, in der mein *Sticticalis*material schon ziemlich erschöpft war.

Die Entwicklungsgeschichte der *Microklossia prima*.

Den Zentralpunkt der Entwicklungsgeschichte der *M. prima* bildet die Copulation zweier äußerlich voneinander etwas verschiedener Individuen, die sich auch der Größe nach unterscheiden: die eine größere muß als Macrogamet (weibliche Gamete), die zweite kleinere als Microgamet bezeichnet werden. Nun sind aber auch die den letzteren vorangehenden Generationen sozusagen geschlechtlich differenziert. Denn noch vor Antritt der Copulation sieht man die Repräsentanten der beiden voneinander verschiedenen Geschlechtsreihen sich lebhaft durch gewöhnliche mehrmalige Teilung vermehren. Ich nenne die Organismenreihe, die die Macrogameten hervorbringt,

Macroschizonten oder kürzer: Macronten, die der männlichen Reihe Micronten. Nun gibt es aber noch eine frühere Generation, aus der die beiden letztgenannten Macronten und Micronten hervorgehen und die morphologisch von ihnen differenziert ist. Das ist die allererste Generation, die ich antreffen konnte und die ich in den ganz jungen infizierten Räupchen als die einzigen Repräsentanten der Microklossien auffand. Ich nenne dieselbe: agamogenetische Generation. Was nun das Schicksal der befruchteten Macrogamete (der Oocyste) anbelangt, so bilden sich in derselben keine Sporozoiten, auch keine Sporocysten wie bei den Telosporidien, sondern mehr oder weniger Sporoblasten, die frei werden, sich vielfach durch Teilung vermehren, in die Gewebe des Wirtes eindringen (Fettkörper, Darm usw.) sich hier wiederum teilen und vermehren und erst dann Sporocysten und Sporen hervorbringen.

Dem oben Gesagten gemäß stellt sich der Entwicklungscyclus der Microklossien folgendermaßen heraus.

1. Ihre Entwicklung fängt durch Agamogonie an. Das ist eine einförmige Generation, die sich durch Schizogonie vermehrt und nur eine Reihe von ungeschlechtlichen Organismen hervorbringt.

2. Die eben genannte agamogenetische Reihe bringt zwei parallele voneinander morphologisch verschiedene Reihen hervor, die sich schizogenetisch vermehren (Macronten und Micronten) und als letzte Generation die der zu copulierenden Macro- und Microgameten produzieren.

3. Der Microgamet heftet sich an dem Macrogameten an, entleert in denselben seinen Inhalt und fällt dann ab. Es entsteht somit die Oocyste.

4. Es wird in der Oocyste durch endogene Knospung eine größere Zahl von Sporoblasten gebildet, die Flüssigkeit um sich sammeln, sogenannte „Lücken“ formieren, die immer größer werden, bis sie sich öffnen und auf solche Weise den Austritt der Sporoblasten nach außen befördern.

5. All die bisher geschilderten Stadien spielen sich im Blutkreislauf der Insekten ab, wo sie freischwimmend auf Kosten des Insektenblutes leben. Sie greifen die Blutkörperchen nicht an. Umgekehrt werden sie selbst zum Opfer der Phagocyten und die Giemsa-Romanowsky'sche Färbung gibt die schönsten und instruktivsten Bilder von Phagocyten, welche die auf den verschiedensten Stufen der Verdauung sich befindenden Microklossien in sich beherbergen. Die freigewordenen Sporoblasten dringen in die Gewebe der Insekten ein und bewirken den Zerfall der entsprechenden Gewebe.

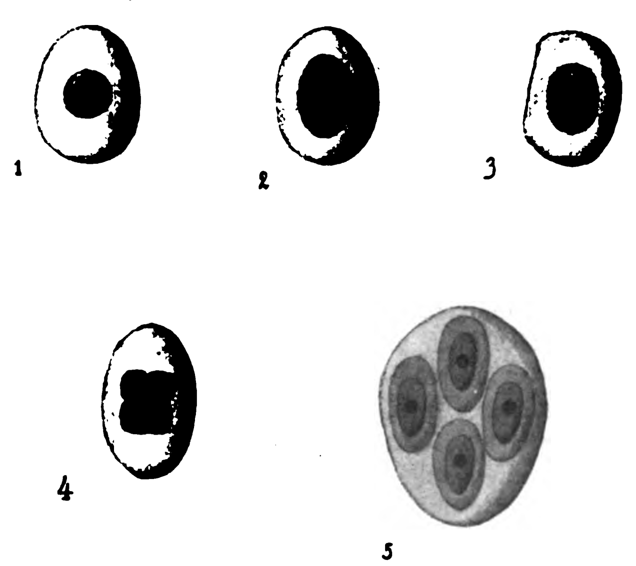
Sie vermehren sich in denselben weiter, die Teilungsprodukte werden wiederum frei und dringen aufs neue in die noch gut erhaltenen Teile der Gewebe. Diese mehrere Generationen hervorbringende Blastogonie endet mit Bildung von Sporocysten und Sporen, die endgültig das Fettgewebe, den Darmtractus und auch andere Organe des Insektes vollpfropfen. Wir wollen nun die aufeinander folgenden und eben angezeigten Entwicklungsstadien der Microklossia näher beschreiben.

Die Agamogonie der *Microklossia prima.*

Schon in den ganz jungen Räupchen der *Sticticalis*, die hereditär mit Microklossien infiziert sind, begegnen wir im Blutkreislauf einzelligen freischwimmenden Organismen, die normalen Räupchen derselben Species ganz fremd sind. Es sind das citronen- oder eiförmige Zellen (Taf. I, Fig. 1—3, 7—8, 4, 9, 10), von denen die älteren herangewachsenen 8—10 μ lang und 6—8 μ breit sind; die jungen (Merozoiten) sind 6—8 μ lang und 4—6 μ breit. Diese Größenangaben beziehen sich auf fixierte und gefärbte Exemplare. Die lebenden frischen Sporozoen sind etwas größer. Sie sind nackt (besitzen keine Hülle) und können ihre Umrisse mehr oder weniger variieren ohne jedoch den Haupttypus ihres Stammes zu verändern (Taf. I, Fig. 5, 6, 9 und 10). Ihr Cytoplasma ist sehr einförmig und besitzt eine sehr beschränkte Zahl kleiner Vacuolen. In den breiteren Teil der Zelle liegt ein ziemlich großer bläschenförmiger Kern mit einem kleinen Chromatinkörperchen (Binnenkörper) inmitten.

Eine erwachsene agamo-genetische Microklossia (Schizont) ist Taf. I, Fig. 1 abgebildet. Die Teilung des Schizonten wird dadurch eingeleitet, daß der Binnenkörper sich in kleine Chromatinkörner fraktioniert (Taf. I, Fig. 2). Die Bruchstücke des Binnenkörpers reihen sich in Form zweier einander paralleler und etwas gekrümmter Linien ein, die aus Chromatinkörnern bestehen (Taf. I, Fig. 5). Die oben angezeigte Plazierung der Chromatinkörner deutet wohl auf das Vorhandensein eines achromatischen tonnenförmigen Gerüstes hin, jedoch ist wegen der Winzigkeit des Objektes von letzterem nichts wahrzunehmen. Sehr selten wird der Binnenkörper bloß in zwei Teile geteilt (Taf. I, Fig. 3). Noch seltener folgt

einer Zweiteilung des Binnenkörpers auch eine Zweiteilung des Kerns (Taf. I, Fig. 10). Regelrecht wird der Binnenkörper mehr als in zwei Teile zerteilt. Auf Fig. 6 sehen wir drei, auf Fig. 9 vier Chromatinkörner. Erst nachdem der Binnenkörper seine Teilung in vier beendet hat, wird auch der Kern auf einmal in vier Teile geteilt. Nach der Teilung des Kernes folgt auch die Teilung des gesamten Schizontenleibes. Überhaupt ist bei den Microklossiengenerationen ante copulationem die Vierteilung die vorwiegende, obwohl hier und da auch Teilungen in 6—8 (Taf. I, Fig. 7) manchmal auch in zwei Teile stattfinden. Jedenfalls muß ich besonders betonen, daß bei allen Schizonten (auch Macronten und Micronten) sowohl der Kern als auch der gesamte Schizontenleib ganz indifferent bleiben, bis der Binnenkörper die endgültige Zahl seiner Teilungsstücke (2—4—6—8) erreicht hat. Erst nach Beendigung der Teilung



Textfig. 1.

1. Ein erwachsener agamogenetischer Schizont. 2. Der Binnenkörper des Schizonten hat sich in zwei geteilt. 3. Teilung des Binnenkörpers in vier Teile. 4. Teilung des Kernes in 4 Teile. 5. Im Schizonten haben sich vier Merozoiten gebildet. (Alle Figuren halbschematisch.)

des Binnenkörpers und nachdem sich diese oder jene Zahl der endgültigen Bruchstücke desselben gebildet hatte, zerfallen auf einmal auch die Kerne in die entsprechende Zahl der Tochterkerne. Nachträglich wird ein jeder der letzteren von einem Teile des Protoplasmas des Schizonten umgeben, und der Schizont zerfällt in eine

größere oder kleinere Zahl von Merozoiten.[1]) Ganz anders verläuft die Teilung bei der Blastogonie (bei den Generationen, die aus der Oocyste stammen). Dort ist die Teilung eine graduelle und folgt die Teilung des Kernes in zwei sofort nach der Zweiteilung des Binnenkörpers, die Teilung der Kernes in vier — aus der Teilung der Binnenkörper in den beiden Tochterkernen usw. Näheres über die Blastogonie siehe unten.

Die Gametogonie der *Microklossia prima.*

Die eben geschilderte Schizontenreihe führt zur Bildung zweier neuer Formenreihen, die wir als Macronten und Micronten bezeichnen wollen. Die beiden letzteren sind voneinander und von den Muttererganismen verschieden. Ihrerseits führen die beiden Reihen zur Bildung von Macro- und Microgameten. Typische Macronten und Micronten sind Fig. 14 und Fig. 26 auf Taf. I abgebildet. Es sind das spindelförmige auf beiden Enden zugespitzte Zellen, von denen die einen etwas größeren 10—12 μ lang und 3—5 μ breit sind (Macronten), die anderen mehr dünnen und schlanken sind etwas kleiner und messen 8—12 μ in der Länge und 2—4 μ in der Breite (Micronten). Die angegebenen Dimensionen beziehen sich auf solche Exemplare, die sich noch nicht zur Teilung angeschickt haben. In Teilung begriffen erreichen die Macronten 11—18 μ Länge und 5—6 μ Breite, die Micronten 13—16 μ Länge und 3—5 μ Breite.

Auch diese Generationen der Microklossia bilden nackte sarcodische geschmeidige Zellen mit ovalem oder mehr oder weniger in die Länge gezogenem Kern. In manchen Individuen überhaupt in den jungen, nehmen diese langgestreckten Kerne fast den ganzen Inhalt derselben ein (Taf. I, Fig. 21, 27, 29 und 30). In einem jeden Kern findet man ein Chromatinkörnchen, welches bei der Teilung sich allererst zu teilen anfängt und somit die Teilung des Organismus einleitet.

Die eben beschriebenen spindelförmigen Microklossien sind in ziemlich großer Zahl in ganz jungen *Sticticalis*-Raupen schon nach

[1]) Dieser Teilungsmodus dient unter anderem als sehr gutes Mittel, unsere Sporozoen von Phagocyten, Myocyten u. dgl. zu unterscheiden. Es gibt noch eine ganze Reihe anderer Unterscheidungsmerkmale zwischen denselben, leider ist es aber hier nicht der Platz, auf die Details einzugehen.



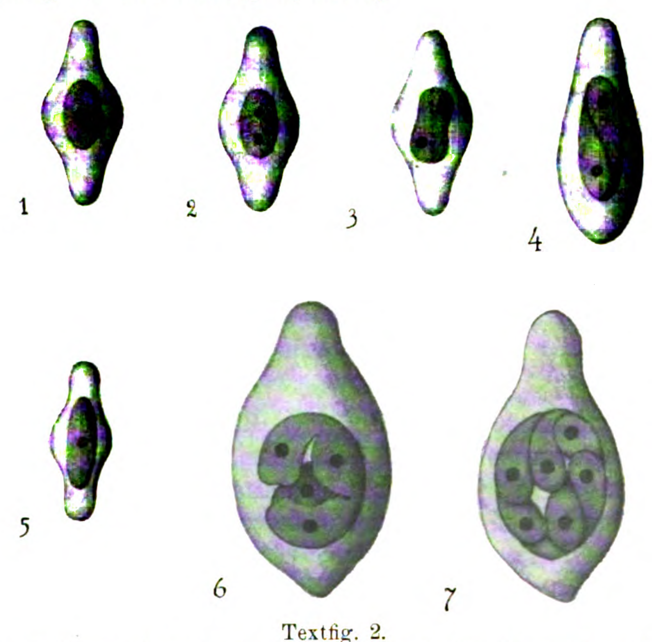
der ersten Häutung anzutreffen. Bei oberflächlicher Betrachtung kann man dieselben mit Myocyten verwechseln. Jedoch ist es sehr leicht die beiden voneinander zu unterscheiden. Ohne hier in viele Details einzugehen, will ich nur folgende Unterschiede hervorheben. Die Myocyten sind viel größer als die spindelförmigen Microklossien. Ihre Kerne sind immer rund oder wenigstens oval, nie aber in die Länge gezogen wie bei Microklossia. Bei den Myocyten ist das Chromatin im Nucleolus oder in Form eines stark färbbaren Kügelchens oder regelmäßig verteilt im ganzen Kerninhalt: bei Microklossia bildet das Chromatin ein einzelnes Körnchen und nur bei Teilung ist deren Zahl vervielfältigt. Bei der Zweiteilung des Nucleolus des Myocyten wird alsbald auch sein Kern und die ganze Zelle in zwei Teile geteilt, was, wie wir schon gesehen haben bei Microklossia (ante copulationem) nur selten der Fall ist (die Vier-, auch die Sechs- bis Achtteilung kommen viel öfter vor als die Zweiteilung). Endlich fehlen die Myocyten in ihrer typischen Spindelform den ganz jungen Raupen gänzlich. Dieselben sind in erwachsenen Raupen (resp. Larven) und Puppen anzutreffen. Umgekehrt sind die spindelförmigen Microklossien in den ganz jungen infizierten *Sticticalis*-Räupchen sehr zahlreich. Außerdem gibt auch die Romanowsky-Giemsa'sche Färbung die schöne wohlbekannte Kontrastfärbung zwischen Myocyten und Sporozoen: bei den ersten wird die Zelle rot, der Kern blau gefärbt, bei den letzteren umgekehrt — die Zelle blau, der Kern rot gefärbt.

Macrogametogonie.

Der Bildung der Macrogameten geht die Vermehrung einer ganzen Reihe von Macronten voran. Dasselbe geschieht auch mit den Microgameten. Obwohl die beiden Reihen miteinander parallel verlaufen, so kann man sich jedoch, wenn man die Entwicklung der Microklossien auf einer größeren Quantität ganz junger infizierter *Sticticalis*-Räupchen verfolgt, leicht überzeugen, daß die Macronten den Micronten in ihrer Entwicklung vorangehen. So sind in vielen ganz jungen Räupchen, in denen die Micronten erst anfangen sich zu teilen, die Macronten schon seit längerer Zeit in 2—4 Teile geteilt und in sehr großer Zahl. Die Macronten teilen sich in 2—4—6 und 8 Teile, wobei die Teilung in vier und mehrere Teile auf ganz eigenartige Weise zustande kommt.

Die Zweiteilung der Macronten.

Der Binnenkörper der Macronten wird in zwei Teile geteilt (Textfigur 2, Nr. 1--2). Die zwei neuen Binnenkörper verschieben sich zu den entgegengesetzten Enden des Kernes. Letzterer teilt sich der Länge nach mittels einer Scheidewand in zwei Teile, indem sich die beiden Binnenkörper etwas zur Seite schieben (Taf. I, Fig. 12). Die Kerne sowohl als auch der gesamte Macront wachsen etwas heran und die ersteren keilen sich gegeneinander aus, indem sie sich schief zur Längsachse des letzteren legen (Taf. I, Fig. 13 und Textfig. 2, Nr. 3 u. 4). Einer weiteren Teilung unterliegen solche Kerne schon nicht mehr. Ein jeder der letzteren umhüllt sich mit etwas Cytoplasma des Macrontenleibes und es entstehen somit zwei Merozoiten, die frei werden. Vom Mutterleibe bleiben nur Spuren zurück. Die jungen Merozoiten bestehen fast gänzlich aus Kernstoff (aus den Kernen die nur knapp vom Cytoplasma bedeckt sind) (Taf. I, Fig. 13 und Textfig. 2, Nr. 5).



Textfig. 2.

1. Ein zur Teilung sich anschickender Macront. 2. Der Binnenkörper hat sich in zwei geteilt. 3. Zweiteilung des Kernes. 4. Die Bildung zweier Merozoiten. 5. Junger Merozoit, fast ausschließlich aus dem Kern bestehend. 6. Der in vier geteilte Kern bildet eine Kette und fährt fort sich weiter zu teilen (bis acht Kerne). 7. Ein Macront in acht Teile geteilt (zwei kommen etwas tiefer zu liegen).
(Alle Figuren halbschematisch.)

Die Vierteilung der Macronten.

Der Binnenkörper wird in 3—4 Teile fraktioniert (Taf. I, Fig. 14 und 15). Es folgt darauf eine Teilung des Kernes in vier Teile, welche in der üblichen x-Form sich lagern (Taf. I, Fig. 19). Die Kerne ziehen sich in die Länge (Taf. I, Fig. 20), worauf der Macront in vier Merozoiten zerfällt.

Die Sechs- bis Achtteilung der Macronten.

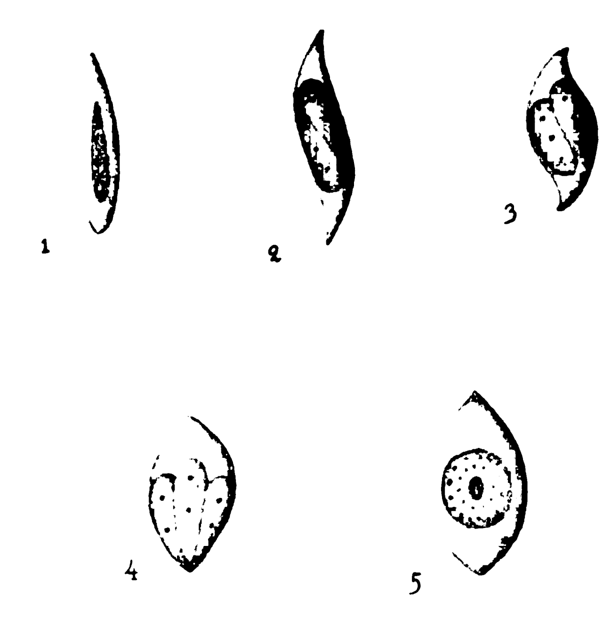
Der Kern zerteilt sich auf die soeben geschilderte Weise in vier in der x-Form gelegenen Teile (Taf. I, Fig. 16). Die so entstandenen vier Tochterkerne scheiden sich zwar voneinander mehr oder weniger, werden jedoch nicht gänzlich frei, sondern bleiben miteinander verbunden in Form einer Kette, die sich in die Länge zieht und den Wandungen des Macronten folgend sich vielfach umbiegt (Taf. I, Fig 17 und Textfig. 2, Nr. 6). In einem jeden Kern ist der Binnenkörper zu sehen. In der so gebildeten Kette fahren die Kerne fort sich weiter zu teilen. Erst nachher werden die Kerne völlig voneinander los und der Macront bildet 6—8 Merozoiten (Textfig. 2, Nr. 7), die in der üblichen Weise den Mutterleib verlassen.

Die Bildung der Macrogameten.

Ist nun durch Vermehrung die Zahl der Macronten schon stark herangewachsen, so fangen etwas größere Individuen an sich herauszubilden, die 13—14 μ lang und 3—4 μ breit sind (Taf. I, Fig. 18 und 21). Diese letzteren teilen sich vorwiegend in zwei, seltener in vier Teile und unterscheiden sich von den gewöhnlichen Macronten dadurch, daß sie 1. viel größer sind als dieselben, 2. verdoppeln die jungen Merozoiten ihren Binnenkörper noch im Mutterleibe (Taf. I, Fig. 22 und Textfig. 3, Nr. 2, 3 und 4) und 3. unterscheiden sich die in Rede stehenden Macronten durch ihre wurmförmige Gestalt (Taf. I, Fig. 22). Von den eben beschriebenen Macronten stammen direkt die Macrogameten ab.

Der Kern und der Binnenkörper der Macrogameten zeigen eine sehr intensive Aktivität. Wie wir sehen, ist schon bei den aus dem Mutterleibe noch nicht herausgetretenen Merozoiten der Binnenkörper verdoppelt. Der freigewordene und herangewachsene Merozoit der zum Macrogameten wird, verkürzt und verdickt sich ein wenig, sein Kern wächst stark heran und wird gleichmäßig mit den feinsten Chromatinkörnern erfüllt (Taf. I, Fig. 23). Im Centrum des Kernes

bleiben nach mehr oder weniger langer Zeit ein oder zwei voluminöse Chromatinkörner zurück (Taf. I, Fig. 23 und 24), welche sich allmählich in kleine Chromatinkörnchen auflösen. Es scheint sehr wahrscheinlich, daß all diese Chromatinkörnchen an einem Gerüst von achromatischen Fäden haften, jedoch ist wegen Winzigkeit des Objektes von demselben nichts zu sehen. Der endgültige Macrogamet ist ziemlich groß, besitzt einen verhältnismäßig kleinen Kern und einen sehr großen, etwas länglichen Binnenkörper. (Taf. I, Fig. 25).



Textfig. 3.

1. Herangewachsener Macront, dessen Binnenkörper unsichtbar ist (befindet sich in Teilung). 2 u. 3. Die Zweiteilung des Macronten. 4. Die Vierteilung des Macronten. 5. Macrogamet mit Binnenkörper aus einem großen und vielen kleinen Chromatinkörnchen.

Die Vermehrung der Micronten.

Die Micronten der *Microklossia prima* unterliegen nur Zwei- und Vierteilungen. Teilungen in 6—8 Teile konnte ich bei ihnen nicht konstatieren. Dementsprechend fehlt ihnen auch die Bildung der Kernreihen (Kernketten), was ich jedoch bei *Microklossia apiculata,* bei denen die Micronten sich auch in acht Teile teilen, finden konnte. Näheres darüber unten.

Die Zweiteilung der Micronten.

Im langgestreckten Kerne des sich zur Teilung anschickenden Micronten wird der Binnenkörper verdoppelt und die zwei neuen Binnenkörper verschieben sich zu den entgegengesetzten Polen des Kernes. Letzterer wird biskuitförmig eingeschnürt (Textfig. 4, Nr. 1 und 2), worauf er zwei Kerne bildet (Taf. I, Fig. 28), die sich in der üblichen Weise gegeneinander auskeilen und zur Bildung zweier Merozoiten führen.

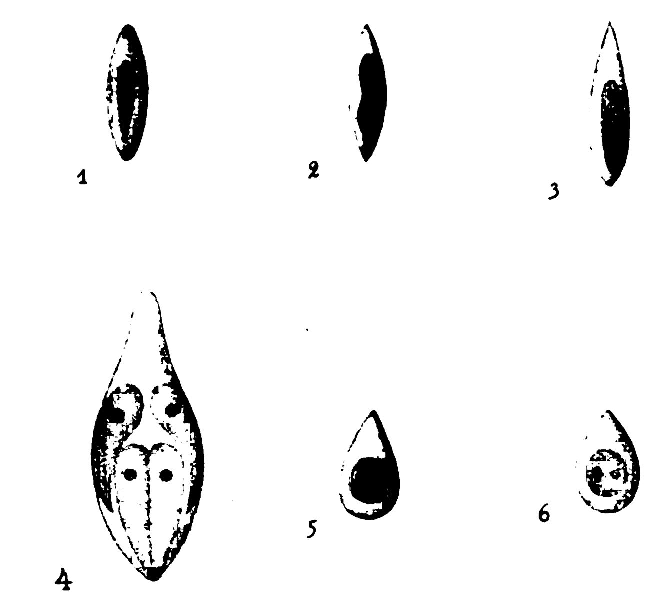
Die Vierteilung der Micronten.

Der Binnenkörper teilt sich zuerst in zwei (Taf. I, Fig. 29 u. 30), dann in vier Teile (Textfig. 4, Nr. 3). Der Kern des Micronten zerfällt darauf auch in vier Teile, die anfänglich aneinander heften (Taf. I, Fig. 31), hernach etwas lose werden und die x-Form annehmen (Taf. I, Fig. 32). Ferner ziehen sich die Kerne in die Länge und es werden vier Merozoiten gebildet (Taf. I, Fig. 33). In einem jeden Kern sieht man nur einen einzigen Binnenkörper (Textfig. 4, Nr. 4).

Die Bildung der Microgameten.

Ebenso wie die Macrogameten sind auch die Microgameten schon als Merozoiten im Microntenleibe leicht erkennbar und zwar an der verfrühten Verdopplung ihrer Binnenkörper (Taf. I, Fig. 34). Was nun die äußere Form derselben anbelangt, so sind wegen Winzigkeit der Objekte die jungen Microgameten von den jungen Micronten kaum zu unterscheiden. Auch ist wegen derselben Ursache von den Vorgängen im Kerne, die mit der Reifung des Microgameten im Zusammenhange stehen, nichts wahrzunehmen. Der Microgamet wird allmählich kürzer und dicker, der Kern wird erheblich größer, obwohl noch immer etwas in die Länge gestreckt (Taf. I, Fig. 35). Das hintere Ende des Microgameten wird allmählich abgerundet, das vordere bleibt zugespitzt und der Binnenkörper der an Größe viel zugenommen hat, wird in zwei Teile geteilt (Taf. I, Fig. 36). In einem gewissen Stadium sind diese Binnenkörper länglich und bogenförmig gekrümmt (Textfig. 4, Nr. 5; auf Fig. 36 der Taf. I steht der zweite rechte Binnenkörper mit seiner Längsachse dem Beobachter zugewendet). Dann runden sie sich ab und tritt der Microgamet in solchem Zustande zur Copulation heran (Textfig. 4, Nr. 6).

Ich dürfte jetzt eigentlich die Copulation der *Microklossia prima* und die nach derselben folgenden Entwicklungsstadien beschreiben. Jedoch, da ich auch die zweite von mir bei der *Sticticalis* gefundene Microklossia (*Microklossia apiculata*) beschreiben will und weil in den Stadien, die nach der Copulation folgen, die beiden Species nicht



Textfig. 4.

1. Ein zur Zweiteilung sich anschickender Micront. 2. Der Kern beginnt sich in zwei zu teilen. 3. Ein zur Vierteilung sich anschickender Micront. 4. Ein Micront mit vier Merozoiten. 5. Ein Microgamet, dessen Binnenkörper sich eben in zwei geteilt hat. 6. Ein zur Copulation reifer Microgamet.

voneinander zu unterscheiden sind, so ziehe ich es vor, sofort zur Beschreibung der zweiten *Microklossia*-Species zu schreiten, um nachher den Copulationsprozeß und auch die übrigen darauf folgenden Prozesse für beide Species zusammen zu schildern.

Die geschnabelte Microklossia (*Micr. apiculata*).

Die überwiegende Mehrzahl der von mir untersuchten *Sticticalis*-Raupen beherbergten in sich die beiden Microklossiaspecies — die *M. prima* und *M. apiculata*, die in denselben beisammen lebten. Ich hielt deshalb sehr lange Zeit beide Species für eine, die höchst poly-

morph zu sein schien. Erst nachdem ich einige Raupen fand, in welchen Repräsentanten nur der *M. prima* und keine *M. apiculata* zu finden waren, wurde ich auf die Verschiedenheit beider Species aufmerksam und konnte nachher auch alle Generationen der zweiten Species untersuchen. Leider geschah dies aber zu einer Zeit, in welcher mein *Sticticalis*-Material schon fast erschöpft war, was dazu führte, daß ich solche Raupen, in welche die *M. apiculata* allein lebte, nicht mehr aufsuchen konnte.

Der Generationswechsel der *M. apiculata* ist genau derselbe wie der der *M. prima.* Auch hier finden wir die folgende Formenreihe: 1. Agamogonie, 2. zwei Parallelreihen gametogenetischer Generationen, 3. Copulation, 4. Blastogonie und 5. Sporogonie.

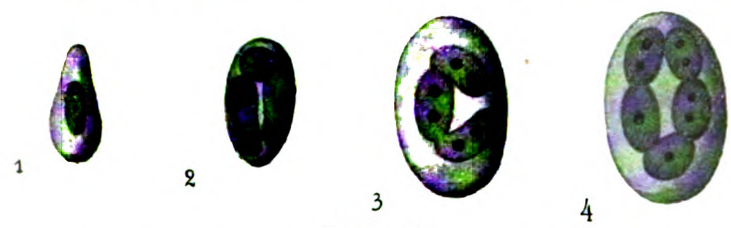
Die schärfsten morphologischen Unterschiede zwischen beiden Species haben die Vertreter der zweiten zur Gametenbildung führenden Generationsreihe aufzuweisen. Indem sie den entsprechenden Generationen der *M. prima* sehr ähnlich sind, unterscheiden sie sich von denselben durch ihre mehr verkürzte und etwas verdickte Form. Das hintere Ende der gametogenetischen *M. apiculata* ist nur sehr selten zugespitzt, in welchem Falle die Zuspitzung eine sehr verkürzte und stumpfe ist (Taf. II, Fig. 66, 76—78). Meistenteils ist aber das Hinterende der *M. apiculata* völlig abgerundet (Taf. II, Fig. 63—65, 67—72, 74, 75 u. a. m.) Umgekehrt ist das vordere Ende derselben immer länglich zugespitzt und steht etwas quer (schnabelförmig) zur Längsachse der Sporozoe (Taf. II, Fig. 63—87). Dieses Merkmal ist unbedingt allen Individuen der Geschlechtsgenerationen eigen, den Macronten sowohl wie den Micronten, nur ist es bei den ersteren viel schärfer ausgeprägt.

Die Agamogonie der *Microklossia apiculata.*

Die erste ungeschlechtliche Generation der *M. apiculata* besitzt eine mehr oder weniger ovale, an den beiden Enden abgerundete Form (Taf. II, Fig. 57—62). Nur selten findet man bei ihnen die Birnform, in welchem Falle die *M. apiculata* sich von der *M. prima* dadurch auszeichnet, daß bei ersterer das Vorderende fast ebenso abgerundet ist wie das Hinterende (Taf. II, Fig. 55). Die reifen Schizonten besitzen, ehe sie die Teilung beginnen 8—10 μ Länge und 3—6 μ Breite, die schon geteilten 8—11 μ Länge und 4—6 μ Breite.

Die zur agamogenetischen Reihe gehörigen Schizonten teilen sich in der schon oben für *M. prima* angezeigten Weise in 2—4—8

Teile. In Fig. 56 (Taf. II) ist ein Schizont abgebildet, in welchem der Kern sich in zwei geteilt hat. In Fig. 57 und 58 (Taf. II) sehen wir zwei Schizonten, die sich zur Vierteilung anschicken und endlich 4 Merozoiten bilden (Taf. II, Fig. 59 und Textfig. 5, Nr. 1 und 2). Etwas anders verläuft die Achtteilung. Der Kern teilt sich



Textfig. 5.

1. Agamogenetischer Schizont der *Microklossia apiculata*, der sich zur Vierteilung anschickt. 2. Ein Schizont, in welchem sich vier Merozoiten gebildet hatten. 3. Ein in sechs sich teilender Schizont; die Kerne haften aneinander und bilden eine Kette. 4. Ein ebensolcher Schizont, der sich in acht Merozoiten teilt.

in zwei Tochterkerne, die aneinander haften bleiben. Letztere teilen sich weiter (Taf. II, Fig. 61). Auf Fig. 62 (Taf. II) ist ein Schizont abgebildet, in welchem der Kern sich in sechs aneinander haftende Teile geteilt hat. In einem der Endkerne fährt der Binnenkörper fort sich zu teilen. Es folgt darauf die Teilung in acht Teile (Textfig. 5, Nr. 3 und 4). Die Kerne werden voneinander los, ziehen sich dann in die Länge, überziehen sich in der üblichen Weise mit etwas Cytoplasma des Mutterleibes, und die jungen Merozoiten werden frei.

Gametogonie der *M. apiculata.*

A. Die weiblichen Generationen (die Macrontenvermehrung).

Die Zweiteilung.

Die Macronten der *M. apiculata* erreichen, ehe sie den Teilungsprozeß anfangen 9—10 μ in der Länge und 4—5 μ in der Breite. In Teilung begriffene Macronten erreichen 10—14 μ Länge und 4 bis 7 μ Breite. Die Macronten vermehren sich durch Teilung in 2—4 und 6 Teile. Die Teilung in acht ist wohl nicht ausgeschlossen ich konnte jedoch dieselbe nicht wahrnehmen. Ein typischer Macront mit noch ruhendem Kern ist in Textfig. 6, Nr. 1 abgebildet. Der einzige Binnenkörper des Macronten hat seine Teilung noch nicht begonnen.

Der Anfang des Teilungsprozesses des Macronten wird durch die Zweiteilung seines Binnenkörpers angedeutet. Die zwei neuen Binnenkörper liegen anfänglich der Längsachse des ovalen Kernes parallel, hernach werden sie verschoben und kommen senkrecht zur Längsachse zu liegen. Soll der Macront nur in zwei Teile geteilt werden, so wird auf dem beschriebenen Stadium auch der Kern geteilt und zwar mittels einer Scheidewand, die in der Längsachse des ovalen Kernes zwischen den beiden Binnenkörpern verläuft (Taf. II, Fig. 63 und 64 und Textfig. 6, Nr. 2 und 3). Der Macront wächst noch weiter heran, seine Kerne ziehen sich in die Länge und erfüllen fast den ganzen Inhalt des Macronten (Taf. II, Fig. 65 u. 66). Es entstehen somit zwei junge Merozoiten.

Die Vierteilung.

Die Vierteilung wird durch den Zerfall des Binnenkörpers in vier Teile eingeleitet (Taf. II, Fig. 67). Darauf folgt auch die Teilung des Kernes in vier in der x-Form. Die Tochterkerne werden los, ziehen sich in die Länge und bilden vier Merozoiten (Taf. II, Fig. 68).

Die Teilung in sechs und acht Teile.

Die Teilung der Macronten der *M. apiculata* in mehr als vier Teile bildet eine vorzügliche Gelegenheit die oben schon bei *M. prima* beschriebene Kernkettenbildung genau zu studieren. Nach der Teilung des Kernes in vier in der wohlbekannten x-Form, fangen die Tochterkerne an sich in die Länge zu ziehen, trennen sich aber nicht voneinander, sondern bleiben mit ihren Polen verbunden in Form einer Kette, die sich vielfach umbiegt gemäß der Form des breiteren Teiles des Macronten. Bei gehöriger Lage des Objektes kann man wahrnehmen, daß nicht nur die Kerne mit ihren Polen aneinander haften, sondern, daß ein jeder Kern mit seinen Polen mittels kurzer Fäden, aus demselben Stoffe wie die Kerne, mit den Polen der beiden Nachbarkerne brückenartig verbunden ist. Auf Textfig. 6, Nr. 4 sehen wir auf der rechten Seite, wie der zweite Kern mittels solcher Brücken einerseits mit dem ersten und andererseits mit dem dritten Kern in Verbindung steht. Auf der linken Seite derselben Figur sieht man den Zusammenhang des dritten Kernes mit dem vierten, jedoch ist hier die Brücke von dem dritten Kerne verdeckt und daher nicht sichtbar. Dasselbe sehen wir auf Taf. II, Fig. 70, welche getreu nach der Natur gezeichnet ist.

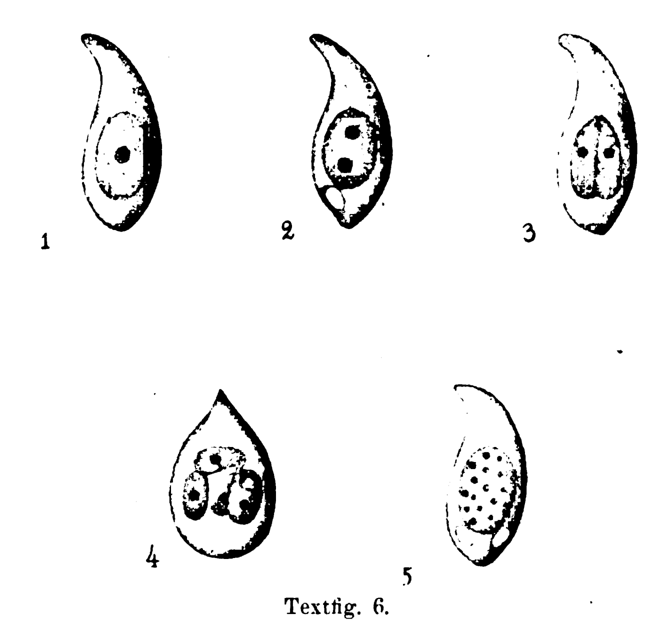
Hier ist auf der rechten Seite der Figur die Brücke zwischen dem zweiten und dritten Kerne recht gut sichtbar. Der erste (von rechts an) Kern liegt etwas tiefer als der zweite, ist von demselben verdeckt und daher in die Figur nicht eingetragen. In der so entstandenen Kette von vier Kernen fahren die Binnenkörper fort sich zu fraktionieren. Es entstehen 6—8 Kerne. Auf Fig. 71 (Taf. II) sehen wir im Macronten sechs Kerne. Sie werden voneinander los, ziehen sich in die Länge und bilden sechs Merozoiten (Taf. II, Fig. 72). Die jungen Merozoiten sind derart gelagert, daß bei nicht vollkommen gelungenen Präparaten die gesamten Merozoiten im Leibe des Macronten als Spiralgang erscheinen, welcher um einen centralen Restkörper gewickelt ist.

Die Bildung der Macrogameten.

Nachdem die Zahl der Macronten sich durch Schizogonie vermehrt hatte, fangen einige von ihnen an, durch Zwei- und Vierteilung Macrogameten zu bilden. Letztere sind dadurch erkennbar, daß sie noch als ganz junge Merozoiten je zwei Binnenkörper in den Kernen besitzen. Bei der gewöhnlichen Schizogonie (ob agamo- oder gamogenetisch) der Microklossiengenerationen zeigt die Verdopplung des Binnenkörpers dieses oder jenes Kernes immer auf eine bevorstehende Teilung des entsprechenden Kernes hin. Diese Teilung erfolgt immer nur im Schizonten selbst, aber die jungen Merozoiten, die den Mutterleib verlassen, besitzen in ihrem Kerne immer nur je einen Binnenkörper. Etwas anders verhalten sich die Binnenkörper bei der Gametogonie, d. h. bei der Bildung solcher Merozoiten, die von Geburt an bestimmt sind, Macro-(resp. Micro-)gameten zu werden. Letztere besitzen als Merozoiten noch im Mutterleibe einen Kern mit zwei Binnenkörpern und werden auf solche Weise zur Welt gebracht. Daß dieser Zustand sozusagen ein endgültiger ist und nicht zur weiteren Teilung des Kernes führt ist auf Fig. 73 Taf. II leicht ersichtlich. Auf dieser Figur sieht man, daß der Kern des Macronten sich in zwei geteilt hat. Beide Kerne haben sich in die Länge gezogen. In einem derselben ist der Binnenkörper verdoppelt. Aber in derselben Zeit sehen wir auch, daß der letztere Kern einer weiteren Teilung im Mutterleibe schon nicht mehr unterliegt. Das Cytoplasma des Macronten ist von zwei entgegengesetzten Seiten stark angegriffen und zerstört und beide Merozoiten sind schon fast ganz frei (Taf. II, Fig. 73).

Was nun den Reifungsprozeß des Macrogameten anbelangt, so

kann ich darüber nicht vieles mitteilen (über manche Einzelheiten siehe unten). Hier, wie bei *M. prima* begegnet man solchen Macrogameten, in welchen die Kerne gleichmäßig mit feinen Chromatinkörnern besetzt sind (Textfig. 6, Nr. 5). Diese Zustände scheinen mit



Textfig. 6.

1. Ein erwachsener Macront der *M. apiculata*. 2. Derselbe am Anfang der Teilung (Verdoppelung des Binnenkörpers). 3. Zweiteilung des Kernes. 4. Die vier Tochterkerne haben eine Kernkette gebildet. 5. Macrogamet, bei dem der Binnenkörper in eine große Menge feiner Ckromatinkörner zerfallen ist, die den Kern gleichmäßig durchdringen.

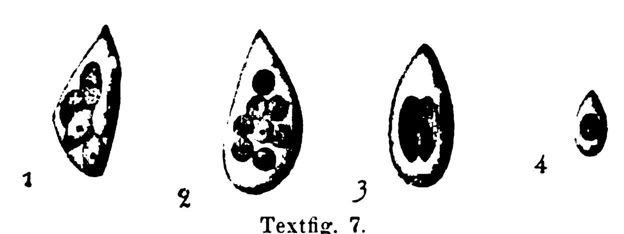
dem Reifungsprozeß in Verbindung zu stehen. Die endgültigen Macrogameten besitzen einen sehr großen Binnenkörper, wie man aus Fig. 74 und 75 (Taf. II) ersehen kann.

B. Die männlichen Generationen.

Die Micronten vermehrung.

Die Micronten sind morphologisch den Macronten gleich, nur sind sie etwas kürzer und da noch dazu ihr Schnabel schwach entwickelt ist, so scheinen sie verhältnismäßig viel dicker als die Macronten zu sein. Ihre Länge beträgt 7—8 μ ihre Breite 3—4 μ. Die in Teilung begriffenen Micronten sind 8—10 μ lang und 4—6 μ

breit. Auch die Micronten teilen sich in 2—4—8 Teile. Die Achtteilung kommt hier sehr oft vor. Auch hier führt zu derselben eine Vermehrung des Kernes mittels Kernkettenbildung (Taf. II, Fig. 85 und Textfig. 7, Nr. 2). Nach dem schon oben Beschriebenen können wir es uns ersparen hier auf weitere Details einzugehen. Die Teilung in zwei ist aus Fig. 76, 77 und 78 Taf. II ersichtlich. Die Vierteilung aus Fig. 79, 80, 81 derselben Tafel. Die Vier- bis Sechs-Teilung ist auf Fig. 82, 83, 84, auch Textfig. 7 Nr. 1 abgebildet. Textfig. 7, Nr. 2 zeigt uns die Achtteilung des Micronten.



Textfig. 7.
1. Ein Micront, der seine Teilung in sechs Teile ausgeführt hat. 2. Ebensolche Teilung in acht Teile. 3. Die Bildung von zwei Microgameten. 4. Ein freier, zur Copulation reifer Microgamet.

Auch die Microgameten werden auf die uns schon bekannte Weise gebildet, was aus Fig. 87 und 88 Taf. II und Nr. 3 und 4 der Textfig. 7 ersichtlich ist. Endgültig entsteht ein kleiner eiförmiger vorne zugespitzter Microgamet (Taf. II, Fig. 89), der zur Copulation fertig ist und zwei Binnenkörperchen besitzt.

Der Copulationsprozess.

Die Vertreter der beiden Microklossiaarten leben, wie wir gesehen haben, vermischt untereinander in den angesteckten *Sticticalis*-Raupen. In denjenigen der letzteren, die ihre zweite Häutung durchgemacht hatten, sind schon mehrere Paare (Copulae) anzutreffen. Zwar kann man mit mehr oder weniger Sicherheit die *M. apiculata*-Paare von den *M. prima*-Paaren unterscheiden. Erstere sind etwas kleiner als letztere (vgl. Fig. 90 und 91 der Taf. II mit Fig. 37 der Taf. I). Jedoch, da der Größendifferenz kein besonders großer Wert zugeteilt werden darf und weil in morphologischer Hinsicht der Copulationsprozeß bei beiden Arten genau derselbe ist, so wollen wir ihn einmal für beide Arten beschreiben. Auch die Zustände

post copulationem, die Blastogonie etc. sind für beide Arten morphologisch dieselben.

Bevor der Macrogamet zum Copulationsakt schreitet, unterliegt er einem besonderen Prozesse, den ich leider nicht in allen Details verfolgen konnte und von dem ich nichtsdestoweniger das von mir Beobachtete mitteilen will.

Es handelt sich nämlich um einige Vorgänge, welchen der Kern des Macrogameten unterliegt.

Ist der Macrogamet schon herangewachsen und hat er seine definitive Größe erreicht, so zerfällt der Binnenkörper in eine große Menge ganz feiner Körnchen (Taf. I, Fig. 23). Der Kern verliert seine runde oder abgerundete Gestalt, zieht sich in die Länge und wird an die Peripherie des Macrogameten verschoben (Textfig. 8, Nr. 1) wo er, dicht an der Wand des letzteren gelegen, mehr als die Hälfte des Kreises einnimmt. Das Chromatin bleibt gleichmäßig in Form winziger Körnchen im ganzen Inhalte des Kernes verteilt. Von den beiden Enden des ausgezogenen Kernes ist das eine mehr zugespitzt als das andere. Das Cytoplasma ist gegen das Centrum der Zelle und gegen die vom Kerne nicht eingenommene Seite verdrängt.

Ich fand auch solche Stadien, in welchen der Kern sich in einer gewissen Art der Caryokinese befand, welche das auf das oben beschriebene Stadium folgende zu sein scheint. Das Chromatin war in zwei großen Gruppen an den Polen des in die Länge gezogenen Kernes angehäuft und saß hier in Form von Kappen (Textfig. 8, Nr. 1 a) auf. Die ganze Kernmasse war von einer Menge allerfeinsten sehr schwach gefärbten parallelen Fäden (l) durchzogen, die zwischen diesen Kappen verliefen. Den Fäden waren ihrer Länge nach einzelne ganz feine Chromatinkörnchen angeheftet. (Taf. II, Fig. 92). In dem eben geschilderten Zustande erinnert der Kern unseres Macrogameten an den Kern mancher Protisten während der Teilung (man vergleiche: Erich Vahlkampf: Beiträge zur Biologie von *Amoeba limax* in Arch. für Protistenk Bd. V, 1905, S. 167—220 auch seine Fig. 18, 19 und 20 Taf. 6). Dort ist auch die zugehörige Literatur angegeben. Noch mehr Ähnlichkeit zeigt das genannte Stadium mit dem von Doflein für *Noctiluca* in seinen Studien (IV): „Zur Naturgeschichte der Protozoen“ beschriebenen (in Zoologische Jahrbücher, Anatomie Bd. 14., S. 13—14, Taf. 3, Fig. 17 und Textfigur B. auf S. 18). Der Unterschied zwischen seinen Figuren und den meinigen besteht einzig und allein darin, daß auf seinen Figuren die Kappen („Sphären“ nach Doflein) schwächer gefärbt sind als der sie verbindende Teil (die Kernspindel), während

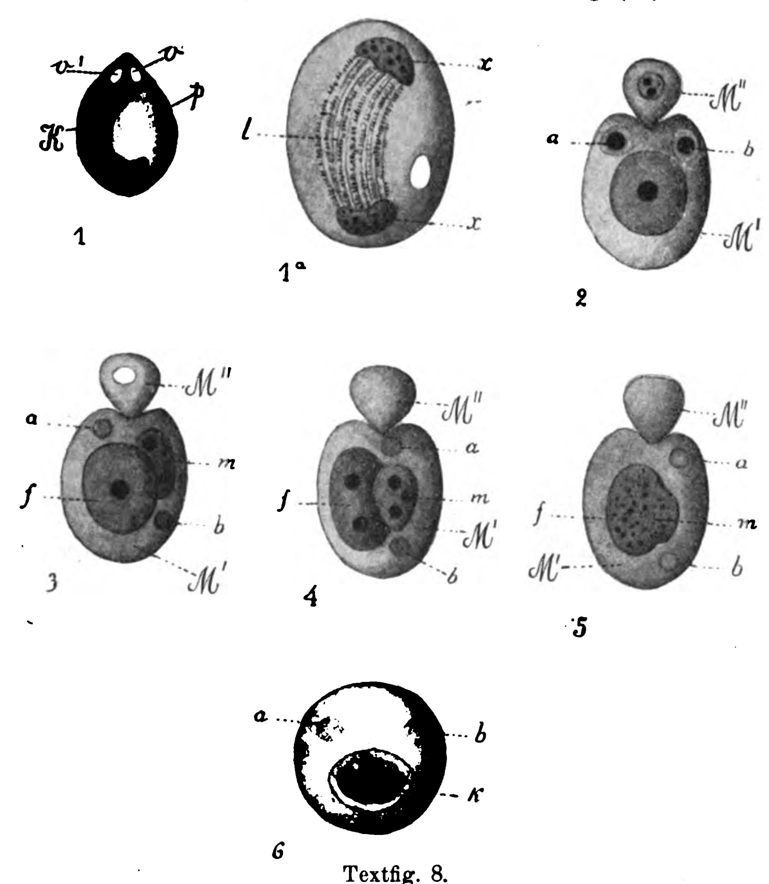
bei uns das Gegenteil stattfindet. Übrigens bemerkt auch Doflein, daß bei gewissen Färbemethoden die „Sphären“ auch bei *Noctiluca* stärker gefärbt werden als die Kernspindel.

Andere Stadien desselben Prozesses gelang es mir nicht zu fixieren. Augenscheinlich haben wir es hier mit einem Reifungsprozeß, resp. Teilungsprozeß des Macrogameten zu tun, indem sich diejenigen Nebenkerne bilden, die später beim Copulationsakte, wie wir sehen werden, zugrunde gehen (Bildung der Reduktionskerne).

Der reife Macrogamet besitzt neben einem großen Kern noch 2—3 kleine Nebenkerne und auf solche Weise ausgerüstet, tritt derselbe zur Copulation heran.

Schon am Anfange der Copulation finden wir den Microgameten fest an dem zugespitzten Ende des Macrogameten angeheftet. In beiden sind noch die Kerne abgerundet und bewahren vollkommene Ruhe. Nur im Microgametenkerne ist der Binnenkörper verdoppelt (siehe Textfig. 8, Nr. 2 M). Der Microgamet vertieft sich etwas in den Macrogameten, kommt in eine leichte Einbuchtung zu liegen (Taf. I, Fig. 37 und Textfig. 8, Nr. 2—5) und entleert in den Macrogameten seinen Inhalt, hauptsächlich seinen Kern. Auf Taf. I, Fig. 37, auch auf Taf. II, Fig. 90 sehen wir den Macrogameten M′ und den mit ihm verbundenen Microgameten M″. Letzterer hat schon den Hauptteil seines Inhaltes in den Macrogameten entleert. In demselben finden wir den Microgametenkern m mit dem verdoppelten Binnenkörper in unmittelbarer Nähe zum Macrogametenkern f, in welchem der Binnenkörper noch ungeteilt daliegt. Nach rechts und links sehen wir zwei Nebenkerne a und b (Textfigur 8, Nr. 2 und 3). Das nächste darauffolgende Stadium weist schon eine Verdoppelung des Binnenkörpers im weiblichen Kerne auf (Taf. II, Fig. 91 f). Auch ist der weibliche Kern viel größer, als der männliche m. In letzterem vermehrt sich der Binnenkörper weiter (Taf. II, Fig. 91 und Textfig. 8, Nr. 4). Die Nebenkerne a und b sind noch sichtbar. Der leere Microgamet bleibt noch am Macrogametenleibe angeheftet, obwohl immer außerhalb desselben. Die Binnenkörper fahren fort sich in beiden Kernen zu fraktionieren. Letztere verschmelzen miteinander und tauschen ihren Inhalt aus. Auf Taf. I, Fig. 38 sehen wir diese Verschmelzung der beiden Kerne, obwohl man hier noch die männliche von der weiblichen Hälfte des Gesamtkernes unterscheiden kann (Textfig. 8, Nr. 5). Von den Nebenkernen ist wenig zurückgeblieben (Taf. I, Fig. 38). Auf Taf. II, Fig. 90 ist beinahe dasselbe Copulationsstadium abgebildet, wie auf Taf. I, Fig. 37. Es entsteht endgültig eine ziemlich große Oocyste mit einem

großen bläschenförmigen Kern K, der reich an Chromatinkörnern ist (Taf. I, Fig. 38 und Textfig. 8, Nr. 6). Das Cytoplasma ist beträchtlich vakuolisiert, was man auf derselben Fig. (38) sehen kann.



Textfig. 8.
Der Copulationsprozeß bei *Microklossia*.

1. Ein Macrogamet, der sich zur Copulation anschickt. *K* Kern, *p* Protoplasma, *vv' vv'* Vacuolen. 1a. Caryokinese des Kernes des Macrogameten; *xx* das Chromatin hat sich an den Polen der Spindelfigur angesammelt, *l* die Parallelfäden der Spindel. 2. Anfang der Copulation; *M''* Microgamet, *M'* Macrogamet, *a* u. *b* Reduktionskerne. 3. Der Microgamet *M''* hat seinen Kern *m* in den Macrogamet *M'* entleert, *f* der weibliche Kern. 4. Der Binnenkörper des weiblichen Kernes *f* hat sich seinerseits in zwei Teile geteilt, im männlichen Kern *m* sehen wir den Binnenkörper in drei Teile geteilt. 5. Die Kerne *f* und *m* sind schon miteinander verschmolzen; ihr Chromatinstoff, der in eine große Menge feiner Körner zerfallen ist, hat sich in beiden Kernen miteinander vermengt; der Microgamet *M''* ist noch an dem Macrogameten angeheftet, obwohl er in diesem Stadium der Copulation von dem Macrogameten losgeht; von Reduktionskernen *a* u. *b* ist nicht vieles zurückgeblieben. 6. Eine fertige Oocyste mit einem bläschenförmigen Kern *K*, der von Chromatinkörnern voll ist; die Peripherie, die eigentliche Wand des Kernes, ist von demselben frei; von den Reduktionskernen *a* u. *b* sind nur noch Sporen zu sehen.

Die durch den Copulationsakt entstandene Oocyste geht nicht in den Ruhezustand über und scheidet keine Cyste aus. Auch wird sie nicht zum Ookineten, sondern verbleibt im Blutsystem des Insekten und wird vom Blutstrom davongetragen. Die Oocyste besitzt gar keine Hülle, sie ist ziemlich groß (10—11 μ im Durchmesser) und zeichnet sich sehr scharf von allen übrigen Stadien der Microklossia durch ihren großen bläschenförmigen von einzelnen Chromatinkörnern vollgepfropften Kern aus. Letzterer ist sehr biegsam und elastisch, ist meistens in die Länge gezogen oder halbmondförmig gekrümmt und besitzt eine sichtbare Kernwand, in welche die Chromatinkörner nicht hineindringen.

Ich muß hier bemerken, daß die oben beschriebene caryokinetische Figur, die ich als Reifung des Macrogameten betrachtete, auch eine Ähnlichkeit mit dem Zustande aufweist, in welchem der Kern der Oocyste bei den Coccidien während der Verschmelzung des weiblichen Kernes mit dem männlichen Kerne sich befindet. Auch hier ist der Kern längs der ganzen Oocyste gezogen, besteht aus einem Bündel paralleler achromatischer Fäden, an den unzählige feine Chromatinkörner anhaften. Man könnte daher auch unsere oben beschriebene caryokinetische Figur nicht dem Macrogameten, sondern der jungen Oocyste zuschreiben. Leider konnte ich nicht viele Stadien des in Rede stehenden Prozesses aufsuchen und wenn ich nichtsdestoweniger mich dahin ausspreche, daß es sich hier um einen reifenden Macrogameten und nicht um ein Verschmelzen der Kerne in einer jungen Oocyste handelt, so geschieht dies aus folgenden Gründen:

1. Wie es aus den Beschreibungen und Figuren von Schaudinn, Siedlecki u. a. ersichtlich ist, ist die Kernspindel in der Oocyste der Coccidien in einem gewissen Stadium an beiden Enden zugespitzt. Etwas später erscheint nur auf einem der letzteren ein größerer Chromatinkörper in Form einer Kappe, was dahin zu deuten ist, daß es der Kern des Microgameten ist, der sich an einem der Pole der Kernspindel anschmiegt.[1]) Unsere Kernspindel dagegen besitzt zwei Chromatinkappen an beiden Enden des Fadenbündels. 2. Bei der weiteren Entwicklung der Oocyste bei den Coccidien, teilt sich der Kern derselben in zwei gleiche Teile, indem eine caryokinetische Figur entsteht, die an beiden Enden gleiche Verdickungen aufweist. Bei Microklossia dagegen wird der Kern der Oocyste nie in zwei

[1]) F. Schaudinn: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zool. Jahrb. 1900 Taf. 13, Fig. 14, 15 u. 16 und Taf. 16, Fig. 80, 81, 89 u. 97.



gleiche Teile geteilt. Wie wir später unten sehen werden, schnürt hier der Kern allmählich und ohne Caryokinese an einem seiner Enden hintereinander eine ganze Reihe kleiner knospenartiger Fragmente ab, die zu den Kernen der Sporoblasten werden.

Kapitel II.

Die Entwicklung der Protoblasten in der Oocyste.

(Blastogonie.)

Die oben geschilderte, mit der Bildung der Oocyste abschließende Entwicklungsgeschichte unserer Microklossien gibt in allgemeinen Zügen und auf unverkenntliche Art und Weise den entsprechenden Entwicklungscyclus bei Coccidien, Hämosporidien, überhaupt bei Telosporidien wieder.

Freilich sind die Einzelerscheinungen hier und dort verschieden, sogar sehr verschieden, nun ist aber auch unsere Microklossia keine Telosporidie in dem bisherigen Sinne des Wortes. Vielmehr gehört unsere Sporozoe zu den Myxo- (resp. Micro-) Sporidien, was aus der Weiterentwicklung der Oocyste der Microklossia ersichtlich sein wird.

Bald nach der Reifung der Oocyste und ihres Kernes, zieht sich letzterer etwas in die Länge und schnürt an einem seiner Enden einen kleinen Tochterkern ab. Auf Textfig. 9, Nr. 1 sehen wir eine solche Oocyste, deren großer in die Länge gezogener Kern K an einem seiner Pole einen kleinen runden Kern K' abgeschnürt hat. Dieser Tochterkern verschiebt sich etwas vom Mutterkerne, indem letzterer seinerseits sich der Peripherie der Oocyste nähert. Inmitten des Oocystenleibes — und das muß ich besonders hervorheben — spaltet sich rings um den Tochterkern ein Teil des Cytoplasmas der Mutterzelle ab, es entsteht somit inmitten des Mutterleibes eine kleine runde Tochterzelle (p), in deren Centrum der oben erwähnte abgeschnürte Tochterkern zu liegen kommt (Textfig. 9, Nr. 2 p und Taf. I, Fig. 39). Bald darauf erscheint rings um die Tochterzelle ein heller, ringförmiger (im optischen Durchschnitte) Raum, der mit Flüssigkeit erfüllt ist, und den wir mit Doflein „Lücke“ nennen wollen (vgl. Doflein: l. c. Über Myxosporidien p. 308). Die Lücke mit der in ihr eingeschlossenen Tochterzelle sind damit ringsum vom

Oocystenleib umgeben, nur kommt sie etwas excentrisch zu liegen. Auf diese, als endogene Sporulation bekannte Entstehungsweise der Tochterzellen in der Oocyste, über die wir noch später unten ausführlicher sprechen werden, muß ich besonders aufmerksam machen. Der große Mutterkern liegt jetzt halbmondförmig näher an der Peripherie der Oocyste, indem er der Tochterzelle Platz macht (K in Textfig. 9, Nr. 2 und Fig. 39 auf Taf. I).

Nach der für die Coccidien jetzt üblichen Terminologie dürfte die Tochterzelle in der Oocyste unserer Microklossien „Sporoblast" heißen, nach der Terminologie für die Myxosporidien „Pansporoblast". Da aber unsere Zelle, wie wir sehen werden, einen ganz eigentümlichen Entwicklungsgang durchmacht, der von demjenigen der ebengenannten Gruppen verschieden ist, so halte ich es für ratsam für unsere in Rede stehenden Zellen, den Namen „Protosporoblast" vorzuschlagen, zumal da unsere Zellen, bis zur wirklichen Sporogonie oder, richtiger zu sagen, bis zur Bildung von wirklichen Sporocysten, — sich wie wir sehen werden, vielemal vermehren und eine ganze Reihe von Generationen von Sporoblasten geben (also: Proto-, Deuto-, Trito- usw. Sporoblasten). Wir wollen also die Tochterzellen in unseren Oocysten-Protosporoblasten, oder kürzer „Protoblasten" nennen.

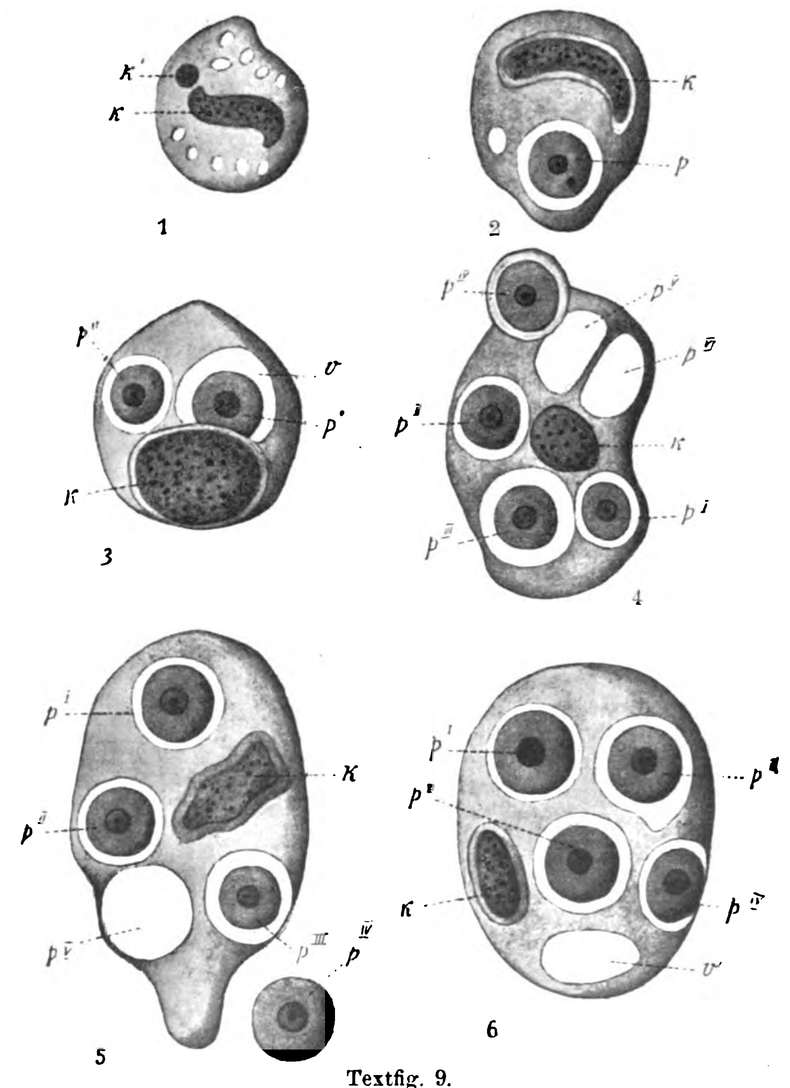
Die Bildung von Protoblasten im Oocystenleibe geht fortwährend vor sich, bis der Kern der Mutterzelle gänzlich erschöpft oder fast erschöpft wird. Die Protoblasten verbleiben in der Oocyste mehr oder weniger lange Zeit und sind in Wirklichkeit nicht selten solche Oocysten anzutreffen, in welchen man auf einmal 2—3—4 und mehr Protoblasten in entsprechenden Lücken findet. Je mehr Tochterzellen die Oocyste hervorgebracht hat, desto weniger bleibt vom Oocystenkerne übrig. Meistenteils sind die Oocysten mit je zwei Protoblasten anzutreffen (Taf. I, Fig. 40 u. 41). Aber auch schon in solchen Oocysten kann man wahrnehmen, wie sich in einer der Lücken Flüssigkeit ansammelt, in welcher der Protoblast (p') herumschwimmt, während der andere jüngere Protoblast (p'') im Mutterleibe noch von einer ganz feinen ringförmigen Schlitze umgeben ist. Letzterer liegt noch etwas näher zum Mutterkerne. Die Flüssigkeit enthaltende Lücke wird allmählich größer bis die Oocystenwandung auf der entsprechenden Seite zerreißt und den Protoblasten frei läßt. Letzterer gerät in den umgebenden Blutkreislauf des Insekten. Manchmal werden auch einzeln im Oocystenleibe gelegene Protoblasten auf die eben beschriebene Weise frei.

Sehr zahlreich sind aber auch die Fälle, in welchen in der

Oocyste sich mehrere Protoblasten befinden, von denen einige in ihren erweiterten Lücken noch liegen, andere schon von der Oocyste herausgespreßt sind, während die entsprechenden hohl gewordenen Lücken im Oocystenleibe noch erhalten sind. Wie selbstverständlich nimmt eine solche mehrere Protoblasten beherbergende Oocyste beträchtlich an Volumen zu. Auf Textfig. 9, Nr. 5 sehen wir eine solche Oocyste mit drei Protoblasten in ihrem Inneren (p′, p″, p″″). Der vierte Protoblast p″″ kommt schon außerhalb der Oocyste zu liegen und noch von einem Protoplasten p″″ ist in der Oocystenzelle nur die leere Lücke zurückgeblieben. Der unterste Teil dieser Oocyste ist (auf dem Präparate) zersetzt. Auch ist der Oocystenkern K stark reduziert. Auf Taf. I, Fig. 42 (auch Textfigur 9, Nr. 4) sehen wir eine Oocyste mit zwei ganz jungen Protoblasten p′ und p″. Rings um den dritten Protoblasten p‴ hat sich schon eine größere Lücke gebildet. Der vierte Protoblast ist aus dem Mutterleibe herausgestoßen (p″″) und noch von zwei Protoblasten p^5 und p^6 sind nur die hohlen Lücken zurückgeblieben. Übrigens ist es auch möglich, das es eben der Protoblast p^4 ist, der in der Lücke p^5 gelegen war und von derselben während der Fixierung des Präparates herausgespreßt wurde. Vom Oocystenkerne ist nur eine kleiner Überrest K zurückgeblieben. Auf Textfig. 9, Nr. 6 sehen wir vier Protoblasten p′, p″, p‴, p″″, eine hohle Lücke v und den Rest des Mutterkernes k.

Die Vermehrung der Protoblasten.

Mit der Bildung der Protoblasten wird jener Abschnitt des Entwicklungscyclus der *Microklossia* beendet, welcher sich ausschließlich im Blutkreislaufe des Insektes abspielt ohne, wie es scheint, dem Insekte selbst von erheblichem Nachteil zu sein. Die ferneren Stadien können sich nur noch teilweise im Blute des Wirtes vollziehen, wobei sie früher oder später den Fettkörper der Insekten überfallen und, ihn allmählich zerstörend, verschiedene Krankheitszustände des Wirtes (wie Trägheit, herabgesetztes Wachstum usw.) und nachträglich auch seinen Tod hervorrufen. Bevor wir aber das weitere Schicksal der Protoblasten verfolgen wollen, wird es, unserer Meinung nach, von Nutzen sein, manche Beziehungen der eben geschilderten Gebilde zu den normalen histologischen Bestandteilen des Raupenleibes etwas näher ins Auge zu fassen.



Textfig. 9.
Bildung von Tochterzellen im Oocystenleibe (Protoblastogonie).
1. Eine Oocyste, deren Kern K an einem seiner Enden einen Tochterkern k' abgeschnürt hat (intracelluläre Knospung). 2. Inmitten der Oocyste hat sich rings um den Tochterkern ein Protoblast p gebildet, der mittels einer ringförmigen Lücke (im optischen Durchschnitt) vom Protoplasma des Mutterleibes abgetrennt ist; der große halbmondförmige Oocystenkern K ist zur Peripherie geschoben. 3. Eine Oocyste mit zwei Protoblasten p^1 und p^2. Die Lücke v um den ersteren hat sich vergrößert. 4. Eine Oocyste mit vier Protoblasten p^1, p^2, p^3 und p^4 und zwei Lücken p^5 und p^6, aus welchen die Protoblasten schon losgingen; K Überrest des Mutterkernes. 5. Eine Oocyste mit drei Protoblasten p^1, p^2, p^3, der vierte Protoblast p^4 ist schon vom Oocystenleibe ausgetreten. In der Oocyste ist noch eine leere Lücke p^5 und der Kernrest der Oocyste (K) zurückgeblieben. 6. In der Oocyste sehen wir vier Protoplasten p^1, p^2, p^3 und p^4, den Kernrest K und die Lücke v, die sich aufzulösen anfing.

Oben hatten wir schon Gelegenheit gehabt, darauf hinzuzeigen, wie man verschiedene Microklossienformen von gewissen histologischen Elementen im Blut gesunder Insekten unterscheiden kann. Wir sprachen nämlich von Myocyten, denen die spindelförmigen Microklossien sehr ähnlich sind. Nun gibt es aber noch andere Elemente im Lepidopterenleibe, die den Protoblasten, sogar auch den Oocysten, mit oder ohne Protoblasten in ihrem Innern sehr ähnlich sind. Eine Verwechslung dieser Elemente untereinander ist für den weniger Geübten gar sehr zu befürchten. So ähneln die Protoblasten, auch Oocysten gewissen Phagocyten. Insbesondere die Oocysten und überhaupt die Protoblasten produzierenden Oocysten ähneln sehr den Oenocyten. Wenn wir jedoch die weitere Entwicklung des Protoblasten kennen lernen, so wird es sich herausstellen, daß es nicht sehr schwer ist, die genannten verschiedenen Elemente voneinander zu unterscheiden. Dasselbe gilt auch von den Oocysten, und um zu den letzteren nicht mehr zurückzukehren, wollen wir hier zuerst mit der Frage über die ihnen ähnelnden Oenocyten fertig werden. Wie bekannt, hat unlängst der französische Zoologe CHARLES PÉREZ einen sehr eigentümlichen Teilungsmodus der Oenocyten entdeckt. Diese Teilung simuliert in sehr hohem Grade die intracelluläre Knospung und könnte mit der wirklichen intracellulären Knospung unserer Oocysten verwechselt werden. Jedoch ist es sehr leicht diese verschiedenen Gebilde voneinander zu unterscheiden. Schon PÉREZ selbst hat bewiesen, daß die intracelluläre Knospung der Oenocyten nur eine scheinbare ist. In Wirklichkeit vermehren sich die Oenocyten mittels gewöhnlicher Zweiteilung, wobei die Mutterzelle sich in zwei gleiche oder fast gleiche Tochterzellen teilt. Sind die beiden Tochterzellen nicht ganz gleich, so wird die kleinere Zelle von der größeren mittels einer stark konkaven Scheidewand abgegrenzt, was bei einer gewissen Lage des Objektes den Anschein gibt, als ob die kleinere Zelle inmitten der größeren liege. Nun ist es aber auf Schnitten oder bei günstiger Lage des Objektes auf das entschiedenste festzustellen, daß wir es hier mit keiner endogenen Knospung zu tun haben.[1]) Soviel CH. PÉREZ selbst. Ich meinerseits habe auch Gelegenheit gehabt, den von PÉREZ angegebenen Teilungsmodus der Oenocyten zu beobachten. Ich muß hinzufügen, daß, welche Lage der sich teilende Oenocyt auch annehmen mag, immer ist es leicht denselben von einer ihre Tochterzellen produzierender Oocyste zu

[1]) Vgl. CHARLES PEREZ: Contribution à l'étude des Métamorphoses etc. in: Bulletin scientifique de la France et de la Belgique Vol. 137 1902 p. 286—287 Taf. XII Fig. 1—5.

unterscheiden. Denn in dem sich teilenden Oenocyten ist der Kern in der Tochterzelle hinsichtlich seines Baues sowohl als seiner Größe vom Mutterkerne kaum zu unterscheiden. Meistenteils sind es zwei ganz gleichwertige Zellen, was, wie wir schon wissen, bei der Oocyste und den Protoblasten nie der Fall ist. Ferner sind in dem sich teilenden Oenocyten nie zwei oder mehr Tochterzellen zusammen anzutreffen, was im Gegenteil bei unseren Oocysten sehr oft vorkommt. Endlich auch der Größe nach sind die in Teilung begriffenen Oenocyten von den Oocysten zu unterscheiden. Denn bei den ersteren mißt die Tochterzelle 20—22 μ im Durchmesser, während sie bei den letzteren nur 5—7 μ mißt. Selbstverständlich gibt auch die Romanowsky'sche Färbemethode die wohl bekannte Differentialfärbung zwischen unseren Sporozoen und den Oenocyten.

Was nun die Unterscheidungsmerkmale zwischen den Protoblasten und den Phagocyten anbelangt, so werden dieselben von selbst einleuchten, sobald wir zuerst den weiteren Entwicklungsgang der Protoblasten auseinandersetzen, was wir jetzt tun wollen.

Die aus den Oocysten in den Blutstrom gelangten Protoblasten fahren fort noch einige Zeit lang frei in demselben zu leben und sich dort mittels Teilung zu vermehren. Letztere wird durch Vermehrung des Binnenkörpers angedeutet, was man sowohl in freischwimmenden (Taf. I, Fig. 43 u. 45) als auch im Oocystenleibe verharrenden Protoblasten (Taf. I, Fig. 40 p″ und Fig. 41 u. 42 p′) beobachten kann. In den angezeigten noch in den Oocysten sich befindenden Protoblasten sehen wir je zwei Binnenkörper während der Kern noch ungeteilt daliegt. Dasselbe gilt auch von den freischwimmenden Protoblasten auf Fig. 43 u. 45, Taf. I. Jedoch im Gegensatz zu dem, was wir von der Kernteilung bei den Microklossiagenerationen ante copulationem wissen, ist die Kernteilung bei den Protoblasten eine amitotische sukzessive, d. h. daß auf die Verdopplung des Binnenkörpers sofort die Zweiteilung des Kernes folgt und die Vierteilung des Kernes erst nach der schon zustande gekommenen oder wenigstens angedeuteten Zweiteilung des Kernes erfolgt. So sehen wir auf Taf. I, Fig. 44 im Kerne, dessen Binnenkörper sich verdoppelt hat, eine Scheidewand, die zwischen den letzteren hinzieht und den Kern in zwei teilt. Auf Taf. I, Fig. 47 sehen wir in den beiden Kernhälften die Binnenkörperchen sich wiederum verdoppeln, wobei dieser Vorgang zur Vierteilung des Kernes führt, nach der schon angedeuteten Zweiteilung desselben. Wohl muß ich aber auch darauf aufmerksam machen, daß Fälle von sozusagen beschleunigter Kern-

teilung, wie es den zu copulierenden Generationen (den Schizonten) zukommt, sich auch hier von Zeit zu Zeit in die Entwicklung einschalten. So sehen wir auf Taf. I, Fig. 48 einen Protoblasten, dessen Kern mittels einer Scheidewand sich schon in zwei Teile geteilt hat. In dem zu rechts liegenden Tochterkerne ist der Binnenkörper noch einfach (ungeteilt); in dem anderen Tochterkerne hat sich der Binnenkörper in zwei geteilt (obere und untere Binnenkörper), wobei der untere Binnenkörper sich seinerseits verdoppelt hat. Dasselbe gilt auch vom Protoblasten auf Fig. 46, Taf. I, wo im Kerne drei Binnenkörper vorhanden sind.

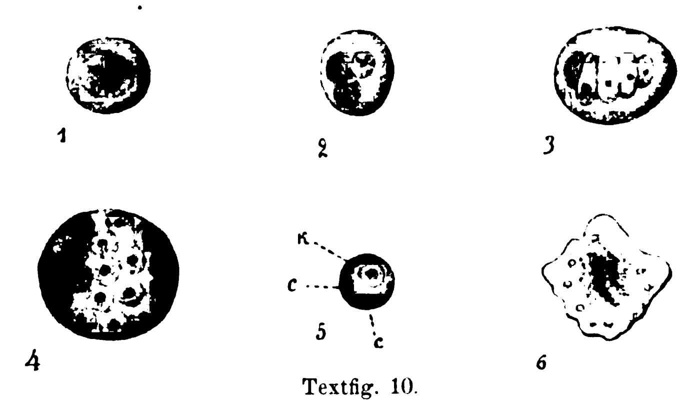
Jedoch in der überwiegenden Mehrzahl von Fällen unterliegt der Protoblastenkern einer sukzessiven Teilung und werden auf diese Weise allmählich 3—4 und mehr Kerne gebildet, die anfänglich rund sind und sich nicht nach der x-Figur, wie bei den Schizonten, richten, sondern auf ganz eigentümliche Weise aufeinander lagern (Taf. I, Fig. 49, 50 und 51). Nachdem sich nämlich schon 3—4 Kerne gebildet haben, so flachen sich dieselben ab und legen sich fächerförmig dicht nebeneinander (Taf. I, Fig. 51 und 52). Bei der weiteren Vermehrung schieben sich die central gelegenen Kerne keilförmig zwischen die mehr nach außen liegenden. Letztere werden voneinander entfernt, indem sie für die neu gebildeten Kerne Platz machen und es entsteht auf solche Weise eine ganze Reihe wie Scheiben aneinander liegender Kerne, die an eine Münzensäule oder an miteinander verklebten roten Hämatien erinnern (Taf. I, Fig. 52 und 53). Der Gesamtumriß der gesamten Säule ist etwas gekrümmt und ähnelt einem C. Aber auch in diesem Zustande fahren die Tochterkerne fort, sich weiter zu vermehren. So sehen wir auf Fig. 53, Taf. I, in dem rechts liegenden Tochterkerne den Binnenkörper verdoppelt. Im nächsten Tochterkerne ist der Binnenkörper verstärkt, worauf seine Teilung folgen wird.

Nach beendeter Kernteilung lösen sich die Kerne voneinander; der Protoblast wird beträchtlich größer; die Kerne umhüllen sich mit etwas Cytoplasma des Mutterleibes, in welchen jetzt eine Menge kleiner 3–4 μ messender Kügelchen zum Vorschein kommt (Taf. I, Fig. 54 u. 54a und Textfig. 10, Nr. 4). Endgültig zerfällt ein solcher Protoblast, und seine Tochterzellen werden frei (Textfig. 10, Nr. 4 und 5). Außer dem Kerne K sieht man in ihnen noch die feinen Chromatinkörper *cc*, die wir „Apocaryonten“ nennen.[1]

[1] Über „Apocaryonten“ siehe unten die Anmerkung zur Erklärung der Fig. 44 auf Taf. I. Wie man nun die Gebilde *cc* schon bei dem jetzigen Stande unserer



Diese zweite Generation, der Protoblasten wollen wir **Deutoblasten** nennen. Sie leben frei im Blute der Insekten, wachsen etwas heran und sind ihrerseits zur Vermehrung fähig. Nun ist es aber gerade diese Generation, die dazu bestimmt ist, die Gewebe und Organe des Wirtes zu überfüllen und dieselben zu zerstören. Ob eine solche Fähigkeit auch den Protoblasten zukommt, muß dahingestellt bleiben, obwohl kein Grund vorliegt, eine solche Behauptung entschieden verneinend zu beantworten. Das Schicksal der Deutoblasten wollen wir im nächsten Kapitel besprechen. Hier will ich



Textfig. 10.

1. Ein Protoblast, dessen Kern sich schon in zwei geteilt hat und sich zur Teilung in vier anschickt; in jedem der Tochterkerne ist der Binnenkörper verdoppelt. 2. Ein Protoblast, dessen Kern sich in drei Teile geteilt hat. 3. Ein Protoblast, in dem sich schon fünf Kerne gebildet haben; der links liegende Tochterkern ist in Teilung begriffen; die Kerne sind abgeflacht und liegen miteinander verklebt wie die roten Blutkörperchen (Hämatien). 4. Das endgültige Resultat der Protoblastenvermehrung: die Bildung von Deutoblasten. 5. Ein freigewordener Deutoblast, in demselben sind außer dem Kern *K* noch zwei kleine Körner *cc* zu sehen (Apocaryonten). 6. Deutoblast, der zur *Amoeba* geworden ist; der Kern der *Amoeba* in Zweiteilung. — Sämtliche Figuren gehören der *Microklossia* aus den *Sticticalis*-Raupen außer Nr. 4 und 5, die der Sporozoe aus den Raupen der *Mamestra oleracea* entnommen ist. Näheres über dieselben siehe im Texte.

nur noch anzeigen, daß in manchen mit *Microklossia* infizierten *Sticticalis*-Raupen das gesamte Blutsystem von Deutoblasten wimmelte und wäre ihre Herkunft nicht bekannt, so würden sie als eine besondere Sporozoenart angesehen werden können. Derjenige Umstand, daß in anderen Raupen, besonders solchen, die ihre zweite Häutung durchgemacht hatten, nicht selten alle Entwicklungsstadien der Micro-

---

Kenntnisse auch deuten wollte oder könnte, wird es doch vielleicht vorzuziehen sein, dieselben vorläufig mit dem indifferenten Namen „Apocaryonten“ zu belegen, insofern letzterer über die Funktion dieser Gebilde nichts aussagen will.

klossien von den agamogenetischen Schizonten an bis zu den Tritoblasten beisammen anzutreffen sind, gibt die beste Aufklärung über die Lebensgeschichte unserer Sporozoen.

Nach dem oben Gesagten scheint eine Verwechslung von Protoblasten mit Phagocyten so gut wie ausgeschlossen und zwar in erster Linie dank der diametralen Verschiedenheit in der Vermehrungsweise und Entwicklung dieser ganz differenten Gebilde. Umgekehrt bieten die mit Microklossia infizierten Raupen ein klassisches Material, um die Phagocyten bei diesen Insekten zu studieren, obwohl einige der besten Insekten-Anatomen die Phagocytose bei den Insekten ganz in Abrede stellen. Es würde uns zu weit führen, wenn wir uns hier in die Details einlassen wollten; das müssen wir jedoch auf das entschiedenste hervorheben, daß es eigentlich dem Studium der mit Mikroben infizierten Insekten überlassen sein muß, über die Phagocytose bei denselben endgültig zu entscheiden. Auch bildet ein solches Studium die beste Gelegenheit die Phagocyten von den Sporozoen unterscheiden zu lernen, und mag auch ihre scheinbare Ähnlichkeit noch so überraschend sein, wie nur möglich. In Wirklichkeit findet man in den *Sticticalis*-Raupen, die von *Microklossia* angesteckt sind, viele Phagocyten die unsere Sporozoe verschlucken.

Kapitel III.

Das Schicksal der Deutoblasten und die Bildung der Tritoblasten.

Zwei verschiedene Organsysteme der Insekten werden zur Beute der Deutoblasten, wobei das Verhalten der letzteren zu den ersteren in beiden Fällen ein verschiedenes ist. Vom Blutkreislauf nämlich dringen die Deutoblasten einerseits in das Fettgewebe des Wirtes ein, ernähren sich und wachsen auf seine Kosten, vermehren sich in ihm, indem sie mehrere Generationen bilden, den Fettkörper zerstören und mit der Sporenbildung abschließen. Andererseits dringen die Deutoblasten in den Darmschlauch des Wirtes, zuerst in seine Wandung, dann in sein Lumen und verursachen hier dem Wirte zwar keinen erheblichen Schaden, doch wird der Sporozoe die Möglichkeit dargeboten, in die Exkremente der Insekten zu gelangen

und mit den letzteren für die Verbreitung des Parasiten noch während des Lebens des Insekten zu sorgen. Wir wollen diese beiden Entwicklungsgänge einzelner beschreiben.

In den ganz jungen von *Microklossia* angesteckten *Sticticalis*-Räupchen ist der gesamte Fettkörper von Elementen unseres Parasiten noch vollkommen frei. Solchen ganz reinen und normal gebauten Fettkörper kann man auf Taf. III, Fig. 99 und Taf. IV, Fig. 100 sehen. Auf Fig. 99 ist der obere Strang auf Fig. 100 der untere Strang ganz normal. Die abgebildeten Fettkörper gehören *Sticticalis*-Raupen, die ihre zweite Häutung durchgemacht hatten. Die Stränge bestehen, wie man sieht, aus großen Zellen, die mit großen sternförmigen Kernen ausgestattet sind. Das Zellenprotoplasma ist stark vacuolisiert. In der lebenden Raupe liegen in diesen Vacuolen die Fettkugeln, welche während des Fixierens der Raupe und Anfertigung der Schnittserien aufgelöst werden. Im Kerne sehen wir viele Chromatinkörner. In gelungenen nach der Romanowsky-Giemsa, von mir modifizierten, Färbemethode gefärbten Präparaten, wird das Protoplasma der Fettzellen blau, die Kerne rot und die Chromatinkörner dunkelblau gefärbt.

In den mit *Microklossia* infizierten *Sticticalis*-Raupen, welche ihre erste oder zweite Häutung durchgemacht hatten, sind schon einzelne Zellen des Fettkörpers von Parasiten in Anspruch genommen. Mit der Weiterentwicklung der Raupe steigt die Zahl der schon besetzten Fettzellen. Was nun die Art und Weise anbelangt, auf welche die Deutoblasten in den Fettkörper hineindringen, so fehlen mir diesbezügliche Beobachtungen bei den *Sticticalis*-Raupen. Dafür konnte ich aber bei den Raupen von *Mamestra oleracea*, die, wie wir später unten sehen werden, an *Microklossia mamestrae* leiden, bei gewissen Färbemethoden (und zwar nach der Färbungsart von Francesco Marino) noch im Blute der Raupe eine große Zahl ganz kleiner rosa gefärbter Amöbchen beobachten. Analoge jedoch etwas größere Amöbchen gelang es mir auch bei infizierten *Sticticalis*-Raupen zu beobachten (Textfig. 10, Nr. 6), jedoch nur sehr selten. Nun ist wohl der Amöbenzustand der geeignetste, das Hineindringen in den Fettkörper zu bewirken.

Nachdem der Deutoblast in die Fettzelle hineingedrungen ist, rundet er sich ab, fängt an sehr rasch zu wachsen, behält noch einige Zeit sein anfängliches Aussehen, sein Kern jedoch wird stark vergrößert (Taf. III, Fig. 93). Auf dieser Figur sehen wir den Deutoblasten db inmitten einer Fettzelle. Der Deutoblast ist an den Zellkern herangerückt, besitzt eine ovale Form und dank der

Einschrumpfung, die er durch die verschiedenen zur Herstellung des Präparates benutzten Reagentien erlitten hat, hat sich ein hohler Raum gebildet, in welchem der Deutoblast zu liegen kommt. Auch ist der Kern des Deutoblasten k und seine Vacuole v auf der Figur zu sehen. Wenn der Deutoblast etwas herangewachsen ist, so teilt sich sein Kern auf ganz eigentümliche Weise, in eine Menge Stäbchen oder kommaförmiger Chromatinkörperchen, die den Deutoblastenleib gleichmäßig erfüllen. Das Protoplasma selbst ist etwas dichter geworden und wird dunkler als das umgebende Gewebe gefärbt (Taf. III, Fig. 95 db). Auf dieser Figur sieht man ein Stück eines Fettstranges fK, von welchem ein Seitenstrang fK' sich abzweigt. In dem von beiden Strängen gebildeten Winkel sieht man eine feine runde Öffnung, die der Deutoblast in der Fettkörperwandung durchbohren mußte, um in den Fettkörper zu gelangen. Vor dieser Eingangsöffnung hat sich der Deutoblast niedergelassen und hat seinen Kern in eine Menge kommaförmiger Chromatinkörperchen aufgelöst. Diese letzteren werden vom Protoplasma der Mutterzelle umgeben. Der Deutoblast zerfällt somit in eine große Zahl ganz kleiner runder Zellchen, die den Mutterleib dicht ausfüllen (Taf. III, Fig. 96). Eine solche mit Tochterzellen vollgepfropfte Deutoblastenzelle nimmt fast den ganzen Inhalt der Fettzelle ein, dessen Kern vom Deutoblasten schon vollkommen aufgezehrt ist. Die Tochterzellen wachsen allmählich heran, der gesamte Deutoblast wird noch größer und bringt die Fettkörperzelle zum platzen (Taf. III, Fig. 97 db). Auf Fig. 98 Taf. V (das Präparat ist mit Eisenhämatoxylin gefärbt), sehen wir ein nicht zu großes Stück des Fettkörpers, in welches unweit voneinander vier Deutoblasten hineingedrungen sind: der jüngste von ihnen db' hat noch seine anfängliche Form beibehalten; die drei übrigen db'', db''', db'''' haben sich schon in größere Mengen von Tochterzellen aufgelöst. Auf Fig. 99, Taf. III sehen wir eine Fettzelle, die von schon entwickelten Tochterzellen tb eingenommen ist. Ein Teil der letzteren ist in den umgebenden Blutstrom gelangt, während die Zurückgebliebenen sich etwas zerstreut haben und jetzt ihren Zellenbau deutlich zeigen. Es sind deren in der Fettzelle jedoch noch ziemlich viele zurückgeblieben. Auf Fig. 100 (Taf. IV) sehen wir solche Tochterzellen (tb), die in das umgebende Blut der Raupe aus der zerstörten Fettzelle hinausgetreten sind. Solche in der Fettzelle gebildeten Tochterzellen des Parasiten wollen wir zum Unterschiede von den Deutoblasten T r i t o b l a s t e n nennen. Diese verschiedenen Benennungen der verschiedenen Reihen blastogenetischer Generationen werden wir später verwerten können.

Was nun diese Generationsreihen anbelangt, so wollen wir bemerken, daß die Protoblasten nur eine Generation umfassen und zwar diejenige, die sich in den Oocysten bildet und nachher aus denselben frei wird. Die Deutoblasten, die sich frei im Blutstrome vermehren, bilden bei *Microklossia* eine ganz geringe Zahl von Generationen, 1—2 - 3. Dagegen bringen die Tritoblasten, deren erste Generation aus den Tochterzellen des in die inneren Gewebe des Insektenleibes hineingedrungenen Deutoblasten besteht, die größte Zahl von Generationen hervor und sind unter der aus der Copulation entstandenen Nachkommenschaft eine an Individuen und Generationen ganz besonders reiche Entwicklungsreihe. Es ist ihre Aufgabe, den Fettkörper des Wirtes so schnell wie nur möglich zu bewältigen und ein jeder freigewordene Tritoblast wird durch den Blutstrom weit von seiner Bildungsstelle weggetragen, um eine neue Fettgewebezelle aufzusuchen, dieselbe zu infizieren und in ihr eine neue Generation Tritoblasten zu bilden. Die Vermehrung des Parasiten geht dann sehr rasch vonstatten. Der Fettkörper der Raupe verliert alsbald seine normale Beschaffung und verwandelt sich in eine Masse kleiner, glatter, sich dicht färbender Zellen, die die Fettzellen gänzlich verdrängen.

Sollte jemand auf eine solche Raupe stoßen, deren Fettkörper, wie oben angedeutet, sozusagen transformiert ist und wollte er den Ursprung dieser Transformation kennen lernen, so dürfte er seine Untersuchungen von ganz jungen angesteckten Räupchen anfangen, weil in den älteren Raupen und insbesondere in solchen, die zum Verpuppen bereit sind, eine solche Fülle verschiedener Umgestaltungen in den inneren Organen der Raupe stattfindet, daß nur ein gut geübtes Auge die Elemente des Parasiten von den Normalelementen des in Metamorphose begriffenen Insekten zu unterscheiden imstande ist. Alle diese Unbequemlichkeiten sind aber ganz beseitigt, wenn man mit ganz jungen Raupen zu tun hat.

Über die Teilung des Kernes im Deutoblasten.

Was nun die Teilung des Binnenkörpers und des Kernes des in das Fettgewebe eingedrungenen Deutoblasten anlangt, so habe ich in dieser Hinsicht wegen Winzigkeit des Objektes nicht vieles zu sehen vermocht. Jedoch über manche hierher gehörende und sehr sonderbar erscheinende Teilungsvorgänge will ich hier in Kürze berichten.

In einer von *Microklossia* infizierten *Sticticalis*-Raupe, die mit Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt wurde, fand ich im Fettkörper einen Deutoblasten in einem Teilungszustande, welcher ein etwas früheres Stadium als das auf Taf. III, Fig. 96 abgebildete darstellt. Ein Stück des in Rede stehenden Fettkörpers ist Taf. V, Fig. 94 abgebildet. Dasselbe besteht aus drei Zellen: in die mittlere derselben ist der Deutoblast hineingedrungen, hat den größten Teil des Zellplasmas verdaut, jedoch den Kern noch unangegriffen zurückgelassen. Dieser Kern und der Rest des unter der Einwirkung des Parasiten stark veränderten Zellplasmas sind an die Seite geschoben. Der Kern des Parasiten K — richtiger zu sagen sein Chromatin — befindet sich am Rande des Deutoblasten und weist eine ganz besondere Teilungsart auf. Die Einzelheiten der letzteren sind nur bei sehr starken Vergrößerungen zu sehen und eines der Teilungsstadien des Kernes ist auf Taf. V, Fig. 94a abgebildet. Auf dieser Figur sehen wir zwei runde, wenn man so sagen darf, „Sphäroide“ K′ und K″, von denen das erste etwas oberhalb des zweiten zu liegen kommt. In dem ersten sehen wir zwei ziemlich große „Polarkörperchen“, von denen das untere in der Zweiteilung begriffen ist und mit dem oberen mittels eines Fadensystems verbunden ist. In demselben Sphäroid sehen wir noch zwei kleinere äquatorial gelegene Körperchen, die miteinander und mit den meridonial verlaufenden Fäden verbunden sind. Auch ist eines nämlich das nach links liegende Äquatorialkörperchen mittels Fäden mit analogen Körperchen des zweiten Sphäroids verbunden, indem man wiederum ein größeres, wahrscheinlich Polarkörperchen dieses zweiten Sphäroids und ein kleineres Äquatorialkörperchen unterscheiden kann. Leider konnte ich andere Stadien derselben Teilung nicht auffinden, weshalb man sich in die Interpretierung dieser Phänomena auch nicht viel einlassen darf. Möglich ist, daß wir hier die Details einer sehr rasch verlaufenden Teilung vor uns haben, bei der der Mutterkern sich scheinbar auf „einmal“ in eine große Zahl Tochterkerne zerteilen soll.

Die Bildung der Teloblasten.

Wir haben schon oben angezeigt, auf welche Weise die Tritoblasten gebildet werden und wie sie sich des Fettkörpers bemächtigen. Der Fettkörper wird allmählich zerstört und von einer großen Menge

untereinander ganz gleicher Tritoblasten - Tochterzellen eingenommen (siehe Fig. 101 und 103 Taf. IV). Mit der Zeit sind aber zwischen den Tritoblasten einige, die sich durch ihre besondere Größe auszeichnen, anzutreffen und können dieselben sehr oft auch in Zweiteilung begriffen sein (t′ b′ auf Fig. 102 Tafel III). Diese etwas größeren Tritoblasten sind es nämlich, die zu dem endgültigen Stadium der ganzen Entwicklung unseres Parasiten führen und deshalb von uns Telosporoblasten oder kürzer Teloblasten genannt werden. Mittels besonderer Vorgänge, deren Details mir unbekannt blieben, zerfällt der Teloblast in eine Summe rosettenartig gelagerter Zellchen, von denen das centrale scheinbar ein Restkörper rk ist, um welchen sich rings eine Schicht kleiner Zellen s c lagern (Taf. III, Fig. 102). Letztere befinden sich in einem Teloblasten in der Zahl von 8—12—16 und messen 3—3,5 μ im Durchmesser (Taf. III, Fig. 102, t′ b′). Sie sind als die endgültigen Sporocysten anzusehen, weil in einer jeden sich ein längliches beschaltes Zellchen bildet, das bei meinen Färbungen für die Farbstoffe zwar undurchdringlich geblieben ist, die ich jedoch als Spore ansehen muß (siehe Fig. 103 a Taf. IV). Denn diese Gebilde sind das Endprodukt des ganzen Entwicklungscyclus unserer Microklossien und sie sind es, die die Leiche an *Microklossia* gestorbener *Sticticalis*-Raupen ausfüllen.

Auf Fig. 103 (Taf. IV) ist ein solcher Sporocysten enthaltender Teloblast abgebildet, der inmitten einer ganzen Gruppe von Tritoblasten t‴ b‴ im Fettkörper fk einer jungen *Sticticalis*-Raupe liegt. Auf dieser Figur — 103 — ist nur die rechte Hälfte des Fettkörpers abgebildet. die linke ist auf der Zeichnung weggelassen. Auf Fig. 101 (Taf. IV), die uns eine ebensolche Gruppe von Teloblasten im Fettkörper eben derselben *Sticticalis*-Raupe, aber zwei Schnitte tiefer, zeigt, sehen wir einen Querschnitt durch den ganzen Fettstrang fk und fk und zwei große Gruppen von Tritoblasten (t b, t′ b′) in seiner Mitte. Die rechte Gruppe t′ b′ besteht aus viel mächtigeren Zellen die zur Sporogonie schreiten sollen. Auf Fig. 103 a (Taf. IV) ist dieselbe Centralgruppe t‴ b‴ abgebildet, wie auf Fig. 103, nur ist sie aber etwas stärker vergrößert (1500 mal) (auf Fig. 103 ist die Vergrößerung nur 600 mal).

Leider fehlen mir die Details über die Bildungsart der Sporen und daher auch über ihren Bau. Nur das steht fest, daß es auch in ganz jungen angesteckten Raupen nicht selten Teloblasten mit Sporocysten und Sporen im Fettkörper anzutreffen sind. Dieser Umstand ist von sehr großer praktischer Bedeutung und zwar deshalb, weil es in den größeren (erwachsenen) Raupen sowohl in Puppen

normale Elemente vorhanden sind, die die Sporocysten von *Microklossia* simulieren. Es sind nämlich die sogenannten Krystalloide oder „Pseudonuclei“, die in großer Menge im Fettkörper (in den Trophocyten) erwachsener Larven und Puppen der Insekten gebildet werden und die dazu bestimmt zu sein scheinen, als Nährstoff für den Aufbau der Immaginalorgane während der Metamorphose der Insekten zu dienen (vgl. BERLESE: Osservazioni su fenomeni che avengono durante la ninfosi degli insetti metabolici, Firenze 1899 und Portici 1901). Die in Rede stehenden Gebilde ähneln sehr unseren Microklossiasporocysten, die in ihrem Innern Sporen beherbergen. Diese Fehlerquellen sind aber ganz ausgeschlossen in den Fällen, wo man mit ganz jungen *Sticticalis*-Räupchen zu tun hat (Räupchen nach ihrer ersten oder zweiten Häutung). In den letzteren findet man hier und da im Fettkörper Gruppen von Tritoblasten, Teloblasten, mit Sporocysten und Sporen in ihrem Inneren, während die Kristalloide noch gänzlich fehlen. Unsere Zeichnungen auf Fig. 101 und 103 (Taf. IV) sind in Wirklichkeit ganz jungen *Sticticalis*-Räupchen, die ihre erste Häutung durchgemacht hatten, entnommen und kann bei denselben von Krystalloiden gar keine Rede sein. Mit der Weiterentwicklung des Parasiten und in den Fällen, wo die Raupe nicht stark infiziert war, kann letztere sich weiter, obwohl auch langsam entwickeln, echte Krystalloide produzieren und eine Verwechslung der beiden Gebilde hervorrufen. Dagegen in solchen jungen Räupchen, die wegen starker Infizierung früh absterben, kommt nur der Parasit allein zur Entwicklung, es werden echte Sporocysten mit Sporen gebildet und eine Verwechslung mit Krystalloiden ist dann nicht zu befürchten.

Den Microklossiasporen ähnliche Sporen im Leibe der schwarzen Schabe.

Wie es oben schon angezeigt wurde, gelang es mir nicht die Microklossiasporen zu färben und in ihren inneren Bau hineinzuschauen, aus welchem Grunde ich mir wohl bewußt bin, daß ich die Natur der Microklossiasporen endgültig nicht aufzuklären vermochte. Jedoch scheint es mir höchst wahrscheinlich, daß die Sporen inmitten der oben beschriebenen Microklossiasporocysten (siehe auf Fig. 103a, Taf. IV) echte Neosporidiensporen sind. Zu erwähnen ist, daß ich diese Frage endgültig zu entscheiden einzig deshalb nicht vermochte, weil ich selber sehr lange die Microklossiasporen von

den Krystalloiden (Pseudonucleis) nicht unterscheiden konnte und lange und erfolglos nach Mitteln suchte, um den vermeintlichen Faden zutage zu befördern. Als ich aber schon die Wege klargelegt hatte, um zu ganz reinen Microklossiasporen zu gelangen, war mein Material an lebendigen *Sticticalis*-Exemplaren schon ganz erschöpft.

Wie es nun dem auch sein mag, sowohl die Form der in Rede stehenden Sporen, als noch mehr ihre Entstehungsart und ihre Lage im Entwicklungskreise führen mich zu dem Schlusse, daß dieselben echte Neosporidiensporen sind, die für die von mir angewandten Färbemethoden undurchdringlich geblieben sind. Etwaige Bestätigung des eben Gesagten finde ich in analogen Gebilden, die ich noch während meiner Biophytenstudien bei den Schaben (*Periplaneta orientalis*) gefunden habe[1]). In einigen Schaben fand ich nämlich sehr kleine bazillenförmige Zellchen, die im Fettkörper gruppenweise gelagert waren. Nach der Methode von Gram gefärbt erscheinen diese Zellchen als flache gradwinklige an den Kanten abgerundete helle Körperchen von 3,5—4 μ Länge, $1^1/_2$—2 μ Breite und 1 μ Höhe. Der Inhalt der Zellen bleibt ungefärbt oder fast ungefärbt mit Ausnahme von einigen einzelnen Körnern, welche dunkelblau gefärbt werden (Fig. 104 auf Taf. V). Zusammen mit den eben beschriebenen Zellchen findet man zahlreiche ebensolche Körperchen, einzeln oder gruppenweise, von denen nur die hohlen durchsichtigen glashellen Hüllen zurückgeblieben sind. Überhaupt erinnern die in Rede stehenden Körperchen vollkommen an die in den Sporocysten der *Microklossia* sich befindenden hellen Räume (siehe Fig. 103a, Taf. IV) und scheinen mit denselben identisch zu sein. Ich muß noch hinzufügen, daß aus den genannten Körperchen bei den Schaben der Inhalt zu einer gewissen Zeit aus dem Zellchen hinaustritt, wobei dessen glashelle Hülle allein zurückbleibt. Solche aus den Zellchen ausgewanderte Körperchen liegen hierselbst im Fettkörper als kleine nackte sarcodische Kügelchen von 3—4 μ im Durchmesser, die dieselben dunkelblau gefärbten Körner enthalten wie die glashellen Zellchen. Der Meinung Schaudinn's nach, dem ich unter anderem auch diese meine Präparate der Schabe vorgezeigt hatte, sind die dunkelblau gefärbten Körner Reservestoffkörner, die in solcher Form bei den Sporozoen sehr oft anzutreffen

[1]) Siehe meinen Artikel: „Sur les bactéries biophytes" in Ann. de l'Inst. Pasteur 1889 p. 465—472 und auch: „Zum Studium der biophyten Bacterien" in den Protokollen der Anatomisch-physiologischen Sektion der VIII. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte im Jahre 1889 p. 29—32.



sind. Endlich muß ich noch darauf hinweisen, daß ich bei einigen jungen *Sticticalis*-Raupen, in den MALPIGHI'schen Gefäßen Gebilde gefunden habe, die auf Fig. 105 Taf. V abgebildet sind. Wir sehen hier eine längliche Spore sp, die schwach violett gefärbt ist und ein aus derselben ausgetretenes kugelrundes Körperchen sz, das ganz analog dem, was wir bei den Schaben gesehen haben, dunkelviolett gefärbt ist (gefärbt nach GRAM mit Gentiana-Fuchsin). Die in Rede stehende Erscheinung kann derart erklärt werden, daß in die *Sticticalis*-Raupe mit der Nahrung eingetretene Microklossiaspore in die MALPIGHI'schen Gefäße gelangt, sich dort aufmacht und auf solche Weise den Sporozoiten sz freiläßt. Letzterer kehrt in den Darmschlauch zurück, dringt in eine der Epithelzellen ein und fährt fort sich in derselben zu entwickeln.

Kapitel IV.

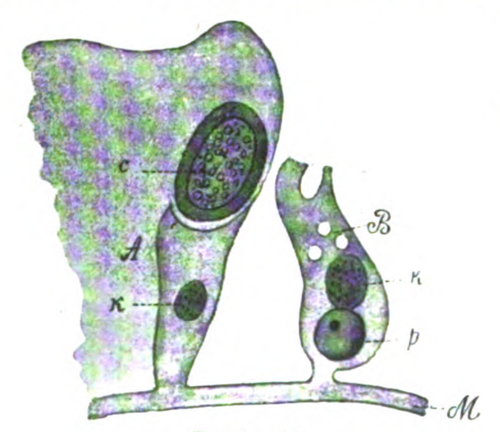
Das Verhalten der Microklossien zum Darmschlauch der Raupen, Puppen und Schmetterlinge der Sticticalis.

Ich habe schon darauf hingewiesen, daß die Protoblasten der *Microklossia* einerseits in den Fettkörper der Raupen eindringen und sich dort weiter vermehren, andererseits dringen sie in den Darm der Raupe ein. Obwohl es als sehr wahrscheinlich erscheint, daß sich beide Microklossiaspecies (die *M. prima* und *M. apiculata*) in dieser Hinsicht ganz gleich verhalten, liegt jedoch kein Grund vor, es als ausgeschlossen zu betrachten, daß eine der beiden Arten ausschließlich den Fettkörper, die andere ausschließlich den Darmschlauch des Insekten infiziert. (Wie selbstverständlich handelt es sich um Infektion des Darmes seitens des Cöloms bei hereditär angesteckten Exemplaren.) Die hier aufgeworfene Frage könnte entschieden werden, wenn solches Material vorläge, in welchem die *Prima* und die *Apiculata* gesondert voneinander aufgetreten wären. Leider besaß ich kein solches Material. In den wenigen jungen Raupen, die mir zur Verfügung standen und die nur von der *M. prima* allein infiziert waren, war der Fettkörper stark vom Parasiten ergriffen, während der Darm dagegen von demselben ganz frei war. Nichtsdestoweniger fand ich dergleichen Fälle auch dann, wenn im Blute der Raupen gleichzeitig beide *Microklossia*-Arten zu-

gegen waren. Indem wir diese Frage als dahingestellt betrachten müssen, wollen wir bei der nächsten Beschreibung der sich im Darmkanal abspielenden Vorgänge kurz von *Microklossia* sprechen ohne Bezug auf diese oder jene der beiden Arten derselben zu nehmen.

Microklossiaparasiten in der Darmwandung der Sticticalisraupen.

In den jüngeren *Sticticalis*-Raupen, die hereditär von der *Microklossia* infiziert sind, ist die Darmwandung sowohl als das Lumen des Darmes vom Parasiten ganz frei. Ungefähr zurzeit als im Fettkörper ein Teil der Tritoblasten zur Sporifikation schreitet, findet man hier und da im Epithelium des Mitteldarmes einzelne Vertreter unseres Parasiten, die ihrem äußeren Aussehen und ihrem Baue nach mit den Sporoblasten der *Microklossia* vollkommen identisch sind. Auf Textfig. 11 sehen wir zwei Epithelzellen des Mitteldarmes einer *Sticticalis*-Raupe, von denen in der rechten Zelle B unterhalb des

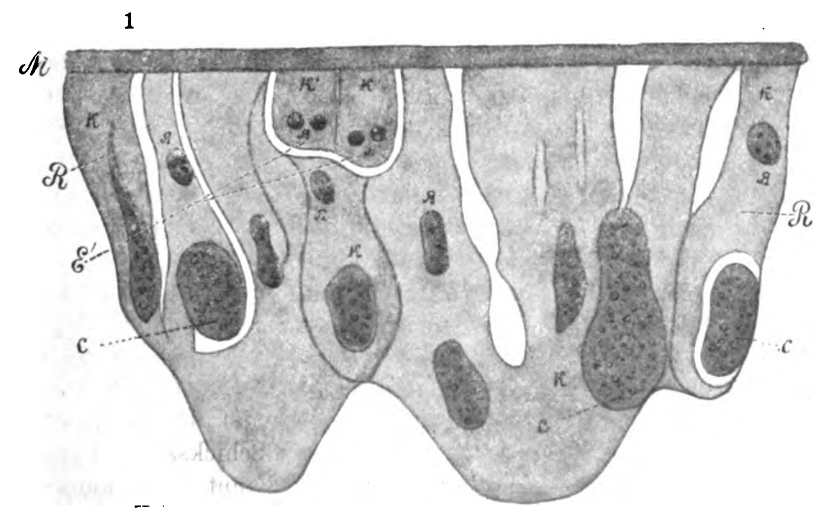


Textfig. 11.
A Epithelzelle (Schleimzelle nach FRENZEL), an dem Gebilde *C* erkennbar; *B* Cylinderepithelzelle (Cylinderzelle nach FRENZEL); *Kk* Kerne; *p* Parasit (Sporoblast) inmitten der Epithelzelle; *M* Muskelfaserschicht.

Kernes k der Parasit p zu liegen kommt. Letzterer ist kugelrund, hat 6 μ im Durchmesser und besitzt einen an Chromatin reichen Kern. Die übliche pokalförmige Gestalt der Epithelzelle mit ganz dünnen Stiel, wie wir dieselbe in der Zelle A der Textfig. 11 sehen, hat sich unter dem Einfluß des Parasiten ganz verändert. Der unterste Teil der Zelle ist ganz aufgeblasen, in ihm liegt der Parasit p.

Die mit den Microklossiaparasiten in der Epithelzelle zu verwechselnden Normalgebilde im Raupendarme.

Wie auf vielen anderen Entwicklungsstufen der *Microklossia*, so ist unser Parasit auch auf der eben beschriebenen Stufe sehr leicht mit manchen Normalzellen des Insektenleibes zu verwechseln. So kann die in Rede stehende *Microklossia*-Form mit den Anfängen des immaginalen Gewebes des künftigen Schmetterlingsdarmes verwechselt werden. Jedoch ist es nicht schwer diese beiden Gebilde voneinander zu unterscheiden. Auf Textfig. 12 sehen wir ein Stück des Darmepithels einer *Sticticalis*-Raupe (im Querschnitte) in dessen Tiefe, näher zur Muskelfaserschicht, zwei junge immaginale Darmepithelzellen K′ K′ zu liegen kommen. Es ist sehr leicht einzusehen, welcher große Unterschied zwischen diesen und dem in die Epithelzelle hineingedrungenen Parasiten vorliegt. Es genügt in dieser Hinsicht darauf hinzuweisen, daß die immaginalen Epithelzellen von dem sogen. Larvendarmepithel (dem Epithel des Raupendarmes) ganz unabhängig sind. Sie bleiben stets an der Muskelfaserschicht haften und sind vom Larvendarmepithel nur bedeckt. Durch sukzessive Zweiteilung vermehren sich zuerst die Kerne (E′E′ Textfig. 12),



Textfig. 12.
Die Figur stellt einen Querschnitt durch den Mitteldarm einer *Sticticalis*-Raupe dar. *M* die Darmhülle, der die Muskelfasern anhaften; *R* Epithelzellen des Raupendarmes; *E* ihre Kerne (die Mehrzahl dieser Epithelzellen sind Schleimzellen nach Frenzel's Bezeichnung); *CC* die Schleimkörper; *K′ K′* die immaginalen Zellen; *E′ E′* ihre Kerne, die eben ihre Zweiteilung beendet haben.

dann die Zellen der inselweise im Darmtraktus gelagerten Immaginalscheiben des neuen Epithels, vermehren sich auf diese Art bis sie die Zellen der Nachbarinseln erreichen und das alte Larvendarmepithel in das Lumen des Darmschlauches verdrängen. Hier werden die Überbleibsel des alten Darmepithels zu einem Klumpen vereinigt, der bei Seite geschoben wird und unter dem Namen des „gelben Körpers" später in der Puppe und dem Schmetterlinge zu finden ist. Himmelweit entfernt von diesen Gebilden sind die Sporoblasten der *Microklossia*, da dieselben inmitten der Larvendarmepithelzellen stecken und, falls sie sich weiter entwickeln, die diesbezüglichen Vorgänge sich im Innern der Epithelzelle abspielen müssen.

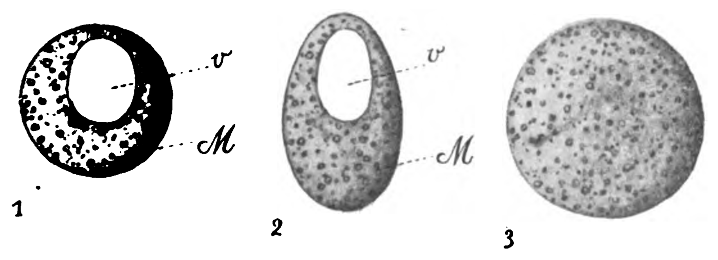
Noch eine zweite Reihe von Gebilden gibt es im normalen Darmschlauche der Raupen, mit welcher die ins Epithel gelangten Sporoblasten der Microklossien zu verwechseln sind. Obwohl auch hier die beiden voneinander unterschieden werden können, jedoch besteht hier eine viel schärfer ausgesprochene Ähnlichkeit als es bei den Immaginalepithelzellen der Fall war. Ich meine nämlich die sogenannten „Kryptenzellen" im Sinne der modernen Insektenanatomie (Frenzel, Pérez, Anglas u. a. m.). Wie die Sporoblasten, so dringen auch die Kryptenzellen in die Wandung des Darmschlauches von seiner Peripherie her in die Epithelzellen hinein, aber während die Kryptenzellen letztere durchpassieren ohne irgend eine Umänderung zu erleiden und in das Darmlumen in demselben Zustande gelangen, in welchem sie in die Epithelzelle gerieten, verbleiben die Sporoblasten mehr oder weniger lange Zeit in den Darmepithelzellen, wachsen dort heran und gelangen erst später in das Darmlumen. Auch ist zu bemerken, daß die Kryptenzellen bei den Raupen ungemein viel kleiner sind als die Sporoblasten (vgl. Pérez, Amglas u. a.) Obwohl die Sporoblasten endgültig in das Lumen des Darmkanals geraten, wie die Kryptenzellen, ist jedoch das weitere Schicksal beider von einander sehr verschieden. Die Sporoblasten wachsen im Darmlumen sehr stark heran, entwickeln sich dort und kommen zur Sporenbildung. Bei den Kryptenzellen ist nichts Ähnliches konstatiert worden. Zwar ist über das fernere Schicksal der Kryptenzellen im Insektenorganismus nicht vieles bekannt, auch kann eine Größendifferenz nicht als genügendes Unterscheidungsmerkmal gelten, endlich erscheinen die Kryptenzellen bis jetzt noch als rätselhafte Gebilde. Die Möglichkeit scheint nicht ausgeschlossen zu sein, daß sich auch die Kryptenzellen als dem Organismus ganz fremde Gebilde herausstellen werden.

Der in eine Epithelzelle hineingedrungene Sporoblast wächst allmählich heran und tritt in das Darmlumen der Insekten hinein. An fixierten und gefärbten Schnitten entsprechender Raupen sind solche, in der Darmwandung steckende Sporoblasten nicht schwer zu finden, viel schwerer ist es die Sporoblasten an solchen Präparaten im Lumen des Darmkanals, wo sie in lebenden Insekten frei herumschwimmen, ausfindig zu machen. Es kann dieser Umstand dadurch erklärt werden, daß der Inhalt des Darmes (Reste verdauter Blätter usw.) an den feineren Schnitten durch die fixierten Raupen sehr leicht verloren geht. Auch müssen daher die in das Darmlumen hineingeratenen Sporoblasten mit den Speiseresten vermischt werden. Ich wurde daher gezwungen das weitere Schicksal der Sporoblasten ausschließlich im Darme lebender Insekten zu verfolgen. Die Untersuchungen fanden in physiologischer Flüssigkeit (mit Eiweiß gemischt) statt. Die nachstehenden diesbezüglichen Ergebnisse beruhen auf Untersuchungen, die an lebenden Raupen und Schmetterlingen der *Sticticalis* ausgeführt wurden.

Untersuchungen an lebendem Material.

Die Entwicklung der Sporoblasten im Darmkanal der Raupe.

Die Sporoblasten passieren durch die Darmwandung ohne derselben bemerklichen Schaden zu veranlassen und scheinen in dieser Hinsicht ganz so, wie die „Kryptenzellen" zu verfahren. Nachdem sie im Darmlumen angelangt sind, fangen die Sporoblasten zu

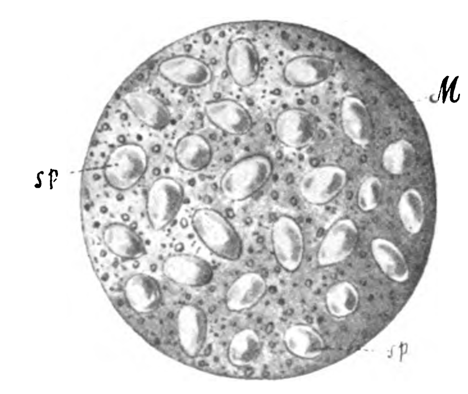


Textfig. 13.

1 u. 2. Freischwimmende kugelrunde oder ellipsoidale Sporoblasten der *Microklossia*. *M* aus dem Hinterdarm einer *Sticticalis*-Raupe stammend, die Sporoblasten wachsen heran und bereiten sich zur Sporenbildung vor; *vv* große Vacuolen. 3. Ein noch größerer Sporoblast aus dem Darm einer sich zum Verpuppen anschickenden *Sticticalis*-Raupe.

wachsen an. Besonders viele Sporoblasten versammeln sich im Hinterdarme. Hier wachsen die Sporoblasten sehr stark heran und erreichen bis 20—30 μ im Durchmesser (siehe Textfig. 13). Die Sporoblasten sind sehr geschmeidig, bald nierenförmig gebogen, bald von ellipsoidaler oder kugelrunder Gestalt. Sie sind feinkörnig und besitzen oft sehr große Vacuolen (vv. in Nr. 1 und 2 der Textfig. 13). In diesem Zustande frisch in physiologischer Flüssigkeit untersucht, sind ihre Kerne nicht sichtbar. Hüllen im eigentlichen Sinne des Wortes sind an ihnen nicht wahrzunehmen, nur ist ihre äußere ganz dünne Plasmaschicht von Körnern frei und viel heller als der übrige Inhalt des Sporoblasten.

Mittels innerer Prozesse, die ich an frischem Material nicht ergründen konnte, werden im Sporoblasten große Mengen elipsoidaler oder eiförmiger Körperchen gebildet, deren Lichtbrechung viel stärker ist, als die des sie umgebenden körnigen farblosen Protoplasmas (siehe auch Textfig. 14). Ein mit solchen Körperchen gefüllter Sporoblast ist von einem mit Sporen gefüllten Pansporoblasten der

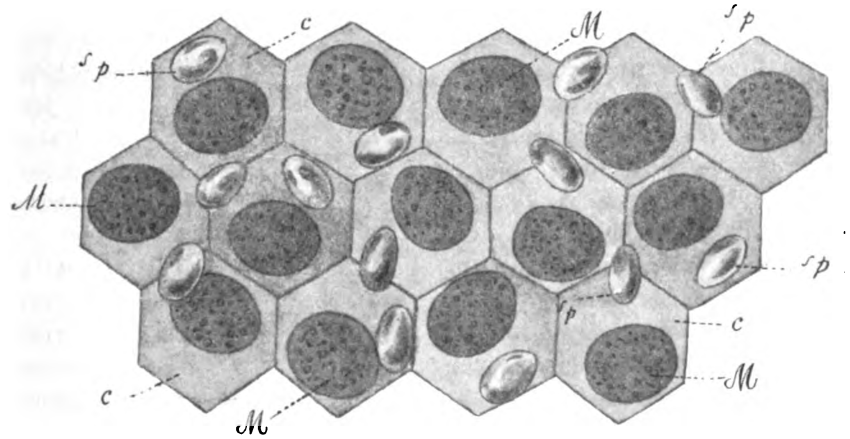


Textfig. 14.
Die Figur stellt einen großen Sporoblasten *M* dar, der aus dem Hinterdarm eines *Sticticalis*-Schmetterlings herauspräpariert wurde. Der Sporoblast ist mit körnigemfarblosen Protoplasma gefüllt, in dem eine große Menge glänzender glatter Sporen (*sp*) eingebettet ist.

Myxosporidien kaum zu unterscheiden. Unsere Sporoblasten erreichen 50—90 μ im Durchmesser. Die aus dem Sporoblasten freigewordenen Einzelsporen besitzen eine Länge von 6—7 μ bei einer Breite von 4—5 μ. Ihren inneren Bau habe ich leider nicht verfolgen können.

Nach der Bildung der Sporen wird der Sporoblast M (Textfig. 14) zerstört, die Sporen sp werden frei und treten in das Darmlumen aus, von hier aus werden sie mit den Exkrementen der Raupe nach außen befördert. Auch scheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, daß auch ganze Sporoblasten, welche reife Sporen enthalten nach außen gelangen. Auf solche Weise ist dem Parasiten seine Verbreitung unter den Insekten gesichert.

Die freie Spore ist glatt, stark glänzend und von ellipsoidaler oder eiförmiger Gestalt. Wie bei Sporen anderer Myxo-(resp. Micro-) Sporidien, so scheint auch bei den unserigen ihre glänzende Oberfläche auf eine glashelle Hülle zurückzuführen zu sein. Im Darme an *Microklossia* stark leidender *Sticticalis*-Raupen sind solche Sporen myriadenweise anzutreffen. An einem aus einer Raupe herauspräparierten Darmabschnitt sieht man nach vielmaligem Abspülen mit reiner physiologischer Flüssigkeit, eine große Menge von Sporen die an der Oberfläche der Epithelzellen angeheftet bleiben (sp und sp' in Textfig. 15). Daß diese Sporen außerhalb der Epithelzellen liegen ist auch daraus ersichtlich, daß sie oberhalb der Scheidewände, die zwischen den Zellen verlaufen, gelagert sind.



Textfig. 15.
Die Figur stellt einen Abschnitt des Epithelgewebes des Mitteldarms einer in Metamorphose begriffener überwinternder *Sticticalis*-Raupe dar. *M* Phagocyten zu je einem in einer Epithelzelle; *cc* die hyalinen Hüllen oder Überreste letztgenannter Zellen; *sp* Sporen der *Microklossia*, die an den Zellen von außen (seitens des Darmlumens) angeheftet sind.

Die Sporoblasten in den Puppen und Schmetterlingen der Sticticalis.

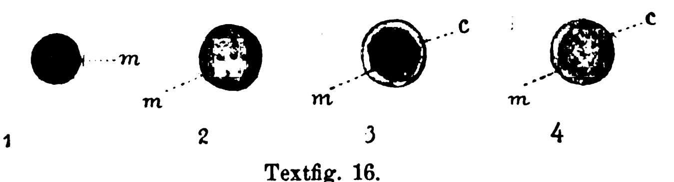
Die Sporoblasten der *Microklossia* begnügen sich nicht damit, daß sie in die Darmepithelzellen der Raupe eindringen und in das Darmlumen hinübergehen. Ist die Krankheit der Raupe soweit vorgeschritten, daß letztere dem Parasiten schon als Raupe unterliegt,

so nimmt selbstverständlich mit dem Tode der Raupe auch die Entwicklung der Parasiten ein Ende. Sehr oft kommt es aber auch vor, überhaupt in Fällen von schwächer infizierten Raupen, daß letztere nicht nur am Leben erhalten bleiben, sondern sich noch ferner entwickeln und sich in Puppen und Schmetterlinge verwandeln. In solchen Fällen fährt auch die *Microklossia* fort, sich im Darme der Puppe und des Schmetterlings weiter zu entwickeln. Der oben erwähnte und in Textfig. 14 abgebildete Sporoblast M, der von Sporen sp erfüllt war, wurde gerade aus einem *Sticticalis*-Schmetterlinge (einem Weibchen) herauspräpariert. Der Sporoblast befand sich im Hinterdarme des Schmetterlinges, was darauf hinweist, daß auch die Schmetterlinge mittels ihrer Exkremente der Verbreitung unseres Parasiten beitragen.

Wie bekannt, wird bei der Metamorphose der Raupe die alte sogenannte „Larvale" (der Raupe angehörende) Darmepithelschicht abgelöst, sämtlich inkl. den Darminhaltsüberresten in einem tonförmigen Sack abgeschlossen und dem Immaginaldarme der Puppe (resp. des Schmetterlings) bei Seite gesetzt. Es ist das der schon oben erwähnte sogenannte „gelbe Körper", der den Insektenanatomen schon seit lange gut bekannt ist. In diesem „gelben Körper" ist alles, was sich im Raupendarme befand oder was seinerzeit nicht per anum hinaus befördert wurde, sozusagen verschlossen und versiegelt. Nun wie kommt es denn, daß auch in dem Immaginaldarme der Puppe und des Schmetterlings sich Sporoblasten des Parasiten befinden? Tatsache ist es, daß auch im Schmetterlingsdarm Sporoblasten vielfach zu finden sind. Letztere sind hier anfänglich etwas kleiner als im Raupendarme, was seine Erklärung darin finden mag, daß die Epithelzellen des Immaginaldarmes viel kleiner sind als die des Larvaldarmes. Auf Textfig. 16 sind Sporoblasten abgebildet, die aus dem Darme der *Sticticalis*-Puppe stammen. Nr. 3 und 4 stellen solche Sporoblasten dar, die in den „Cysten" liegen. Die in Nr. 1 und 2 abgebildeten sind freischwimmende Sporoblasten. Ihre Identität mit den Raupensporoblasten ist nicht zu verkennen. Sie sind nur viel kleiner als diese, auch ist ihre Zahl im Puppen- und Schmetterlingsdarme nicht so groß wie im Raupendarme. Umgekehrt wächst aber gerade beim Schmetterlinge der Sporoblast viel stärker heran, als bei der Raupe. Bei ersteren konnte ich mit Sporen gefüllte Sporoblasten auch von 120 μ im Durchmesser finden, was bei Raupen nie der Fall war.

Was nun eigentlich die Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage anbelangt, so darf man behaupten, daß angesichts der Er-

nährungsart und Mundwerkzeuge des Schmetterlings und des Nichtaufnehmens von Nahrung seitens der Puppe eine Ansteckung derselben per os ausgeschlossen bleibt und kann das Enthalten von Sporoblasten in ihrem Darmlumen nur derart erklärt werden, daß das Eindringen der Blasten (Deuto-, Trito-, etc.-Blasten) vom Cölom aus in den Darmschlauch bei den Raupen beginnend, sich auch im



Textfig. 16.
Die Figur stellt noch ganz junge Sporoblasten dar, die aus dem Immaginaldarm einer *Sticticalis*-Puppe stammen. 1 u. 2. Junge Sporoblasten (*m*). 3 u. 4. Ebensolche Sporoblasten, die in „Hüllen" (*cc*) zu liegen kommen.

Puppen- und Imagostadium weiter fortsetzt. Viel weniger kann diese Erscheinung auf ein direktes Anstecken der Darmimmaginalscheiben in der Raupe auslaufen, da letzteres mir als kaum möglich erscheint, denn von Sporozoen angesteckte Immaginalscheiben dürften ihre Weiterentwicklung wohl einbüßen und daher auch die Ausbildung des Immaginaldarmes verhindern.

Die Beziehungen des Parasiten zu den Organen des Schmetterlings.

Die Vermehrung und Verbreitung der Sporoblasten im Fettkörper der infizierten Raupe wird von deren Umwandlung zur Puppe und Imago nicht auf das Geringste gehemmt. Der Fettkörper wird endgültig in ein Konglomerat von Sporen verwandelt und das Insekt stirbt in diesem oder jenem Entwicklungsstadium ab. Bemerkenswert ist, daß die Fähigkeit auf äußere Reize zu reagieren und sich mehr oder weniger zu bewegen bei den kranken Insekten sehr lange erhalten bleibt. Dies mag seine Erklärung darin finden, daß, im Gegenteil zu dem was wir von der Pebrine wissen, unsere Sporozoe weder das Muskel noch das Nervensystem des Insektes angreift. Auch habe ich die Elemente der *Microklossia* in den Geschlechtsorganen der *Sticticalis* weder beim Männchen noch beim Weibchen auffinden können, obwohl bei dem infizierten Weibchen

die Ovarien ganz eigentümliche pathologische Veränderungen aufzuweisen pflegen.

Bei ganz normalen Lepidopteren-Weibchen bestehen die Eierketten, wie bekannt, aus einem sogenannten Endfach an ihren oberen verjüngten Spitzen und aus einer Reihe von Abteilungen (Eifächern), die in der Richtung zum Ovidukt immer größer und größer werden. Im Endfache sind die Eizellen von den Nährzellen nicht zu unterscheiden, nach abwärts aber wachsen die Nährzellen und besonders die Eizelle stark heran, letztere wird auch pigmentiert und nimmt allmählich an Volumen zu, bis sie ihre endgültige Größe erreicht und in den Ovidukt ausgestoßen wird. In den Eierketten ist somit das Anwachsen der einzelnen der Reihe nach folgenden Abteilungen ein sehr regelmäßiges und kann in dieser Hinsicht die normale Eierkette durch folgende drei Sätze charakterisiert werden:

1. Die Größe der aufeinander folgenden Abteilungen der Eierkette geht allmählich, ununterbrochen und sich regelmäßig vergrößernd von der Kettenspitze (Endfach) bis zum Eileiter hin, so daß eine jede Abteilung etwas größer ist, als die nächstoberhalb liegende und etwas kleiner ist als die darauffolgende.

2. Die Eizelle, sowie die Nährzellen zeichnen sich durch frisches Aussehen, durch ihre Elastizität und ihre Größe besonders aus.

3. Ei- und Nährzellen füllen nicht nur den ganzen Raum der Abteilung aus, sondern üben noch auf die umgebende Wand (auf die Eiröhrenwandung) einen ziemlich starken Druck aus, so daß die Eiröhrenwandung ziemlich stark gespannt ist und die Nährzellen dabei mehr oder weniger zusammengepreßt werden.

Ganz anders gestalten sich die Dinge bei den infizierten *Sticticalis*-Schmetterlingen. Untersucht man nämlich die Eierketten der *Sticticalis*-Weibchen und besonders solcher, die unter dem Einflusse der *Microklossia* etwas geschwächt und träge geworden sind, so sieht man sehr leicht einzelne oder mehrere aufeinander folgende Abteilungen der Eiröhren, in denen die Nährzellen auf ganz besondere Weise degeneriert erscheinen. Die Nährzellen haben nämlich ihre Dichtheit und Elastizität verloren und füllen den ihnen in der Abteilung zukommenden Raum bei weitem nicht aus. Ihr Protoplasma ist locker geworden und weist viele Vacuolen auf. Ihre Umrisse sind unregelmäßig und von Ausstülpungen verschiedener Form umgeben. In manchen Abteilungen sind auch die Eizellen einer derartigen Degeneration unterlegen. Die Ei- und Nährzellen füllen schon in solchen Fällen den Normalraum der Abteilung nicht aus oder, besser gesagt, in den entsprechenden Abteilungen ist die Eiröhrenwandung

sehr ausgesprochen auf den verminderten Inhalt zusammengeschrumpft, so daß die gesamte Abteilung im Vergleich nicht nur mit der nächsten nach abwärts liegenden, sondern auch mit der nächstoberhalb liegenden Abteilung an Größe stark herabgesetzt erscheint. Besonders auffallend und sonderbar erscheint der Umstand, daß die übrigen in derselben Kette liegenden Eifächer (Abteilungen) oft ganz gesund sind und normal aussehen. Nicht selten sind aber auch mehr oder weniger Abteilungen in derselben Eierkette aufeinander auf die beschriebene Weise entartet oder können auch solche entartete Abteilungen mit ganz normalen abwechseln.

Es versteht sich von selbst, daß diese pathologischen Erscheinungen das Eierablegen bei den betreffenden *Sticticalis*-Weibchen stark herabsetzen resp. auch ganz aufheben können. Und in Wirklichkeit hat sich auch die *Microklossia*-Plage bei den *Sticticalis*-Schmetterlingen durch eine stark ausgesprochene Vermehrungs-Hemmung gekennzeichnet.

Daß die *Microklossia*-Krankheit bei den *Sticticalis*-Schmetterlingen die Reproduktionsorgane stark beeinflußt, steht somit außer Zweifel. Auch ist es Tatsache, daß schon die allerjüngsten *Sticticalis*-Räupchen während der *Microklossia*-Epidemie die *Microklossia*-Parasiten im Cölom beherbergen. Nur ist es mir aber bis jetzt nicht gelungen die *Microklossia*-Elemente im *Sticticalis*-Ei aufzufinden und die Art und Weise festzustellen, auf welche die Krankheit vererbt wird.

Kapitel V.

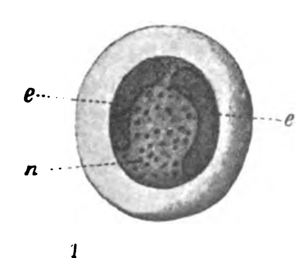
Während meiner *Sticticalis*-Forschungen habe ich gelegentlich noch manche andere Lepidopteren untersucht, die an Sporozoen litten. Eine von denselben hatte sogar eine *Microklossia*-Species als Krankheitserreger aufzuweisen. Nun sind aber die tatsächlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen so dürftig und fragmentarisch, daß ich dieselben nur als einen Anhang an die Naturgeschichte der *Sticticalis*-Microklossien anknüpfen will. Es handelt sich nämlich um Sporozoen bei *Mamestra oleracea* und bei *Aporia crataegi*.

Über die Sporozoen der *Mamestra oleracea*.

Im Herbst des Jahres 1902 hatten die Raupen von *Mamestra oleracea* in der Umgegend von Kischinew an einer epidemischen

Krankheit stark gelitten. Die normalen *Oleracea*-Raupen sind gewöhnlich grün oder gelblich grün. Die kranken Raupen wiesen weißliche oder ganz weiße Flecken auf, die von verschiedener Größe waren und durch das Chitin der Raupe hindurchschimmerten. Mittels der Lupe konnte man konstatieren, daß es der Fettkörper war, dessen Lappen stellenweise eigenartig umgebildet waren, weiß aussahen und durch das Chitin durchscheinend die anormalen weißen Flecken der Raupe hervorbrachten. Manche Raupen waren fast gänzlich weiß oder graugelb, mit Ausnahme der Stellen, welche die Grenzen zwischen den einzelnen Ringen bilden. Viele Raupen starben. Die toten Raupen waren nicht locker und weich wie es bei den schlafsüchtigen Raupen der Fall ist, sondern straff, hart und von einer Konsistenz die den muscardinierten Insekten zukommt. Jedoch von Muscardine (Pilzen) war hier nichts zu finden. Einzelne Raupen litten jedoch auch an Flacherie (*Micrococcus* richtiger: *Streptococcus pastorianus* mihi).

Bei der mikroskopischen Untersuchung des Darmes der kranken Raupen konnte ich sehr wenige vereinzelt liegende Epithelzellen konstatieren, welche beträchtlich viel größer waren als alle übrigen Zellen des Darmepithels und einen weißen kugelrunden feinkörnigen Körper enthielten, der von der hellen Cystenwand sehr weit abstand (siehe Textfig. 17). In den umgebenden (Epithel)-Zellen war der Inhalt normal, besaß einen Kern mit Nucleolus und gar keine Cystenwand (Hülle). In der oben beschriebenen Zelle, die in der Cyste lag, befanden sich im Protoplasmakörper zwei ziemlich große wurstförmige, einander gegenüberliegende Kerne, die peripherisch in der Zelle gelagert waren.



Textfig. 17.
Auf der Figur ist eine Cyste dargestellt, in der der Parasit *n* liegt; *ee* zwei Kerne des Parasiten.[1])

Im Blutsystem der Raupen habe ich einige Entwicklungsstadien der Protoblasten gefunden, auch die Teilung derselben in Deutoblasten (die Nr. 4 und 5 in Textfig. 10 gehören eigentlich der *Microklossia* der *Mamestra*). In einigen Raupen habe ich außerdem unzählige Exemplare von Deutoblasten gefunden, die im Amöbenstadium waren und die charakteristische eosinophile Färbung (nach der Methode von F. Marino) aufwiesen; alle diese

[1]) Ich darf hier bemerken, daß die abgebildete Cyste an eine Sporocyste erinnert, in welcher zwei Sporozoiten (*ee*) liegen.

Amöben waren hell rosa gefärbt, während das Blut, die Blutkörperchen und alle übrigen histologischen Elemente der Raupe hellblau gefärbt waren.

Was nun den Fettkörper anbelangt, so war derselbe bei den meisten Raupen vollgepfropft mit Tritoblasten. Nur ausnahmsweise konnte man hier und da Stellen des Fettkörpers finden, wo noch normale und von Parasiten ganz freie Fettzellen anzutreffen waren. Umgekehrt war in sehr vielen Fällen der Fettkörper derart von Tritoblasten überfüllt, daß, dank dem gegenseitigen Drucke, die runde Form der Tritoblasten sich in eine vielkantige umgestaltet hatte. Auf Fig. 106 der Taf. V ist ein Teil des Fettkörpers FK, abgebildet, in welchem zwar schon viele Tritoblasten tb vorhanden sind, jedoch ist deren Zahl nicht so groß, daß sie den ganzen Inhalt des bezüglichen Fettkörpers ausfüllen könnten. Das Präparat ist mit Hämatoxylin nach DELAFIELD gefärbt. In den Tritoblasten sind die Kerne zu sehen, die einen eigenartigen maschigen Bau aufweisen (ee). Viele Kerne sind in Teilung begriffen, jedoch ist die Teilungsart verschieden von der, die wir bei *M. prima* und *apiculata* kennen gelernt haben. Die Kerne der Fettkörperzellen sind schon alle aufgefressen. Bei Raupen, bei denen die Krankheit noch weiter fortgeschritten ist, ist der Fettkörper nichts anderes, als ein Sack, der von Tritoblasten voll ist (siehe Fig. 108, Taf. VI). Hier und da wird der Sack durchgerissen und die Tritoblasten werden in das umgebende Blut entleert (t' b' Fig. 108). Auf solchem Entwicklungsstadium des Parasiten ist die Raupe schon tot oder dem Tode sehr nahe.

Auf Fig. 107, Taf. VI, sehen wir die Spitze eines Fettlappens einer kranken *Mamestra*-Raupe. Dieselbe (die Spitze) ist unter dem Einflusse der Sporozoe völlig degeneriert und stellt ein Konglomerat von Tritoblasten dar (tb). In manchen von den letzteren sind auch die Kerne zu sehen (t' b'). Nur einige Fettzellen, — nämlich vier Zellen —, haben noch ihre Fettzellennatur beibehalten (FK). Nun sind aber auch schon in diesen Zellen Tritoblasten hineingerückt oder hinzurücken bereit. Wie auf der Zeichnung leicht zu sehen ist, ist ein Tritoblast in die unterste Fettzelle schon hineingerückt (db Fig. 107), ein anderer Tritoblast (d' b' Fig. 107) ist bereit, dasselbe mit einer anderen etwas höher liegenden Zelle zu tun. Jedenfalls ist das Eindringen in die Fettzellen und das Auffressen derselben bei den *Mamestra*-Raupen Tatsache, ganz analog dem, was wir schon von der *Sticticalis* wissen. Die Raupe stirbt noch ehe sie sich in eine Puppe umwandelt und mit ihr zusammen sterben auch

die zufälligen Insektenparasiten (wie Tachinen oder Hymenopterenlarven), die in der Raupe vorhanden waren. Auf Fig. 108, Taf. VI, sehen wir einen Schnitt durch eine an *Microklossia* kranke *Mamestra*-Raupe, der durch die in derselben versteckte Hymenopterenlarve FL führt. Auf der Figur sehen wir einen Schnitt durch den Darm der Larve D, links von demselben liegt ein großer Nervenganglion G. Ferner sind noch mehrere Zellengruppen zerstreut, die zum Aufbau anderer Organe des parasitischen Insektes dienen. Die genannte Larve ist von einer Chitinhülle S umgeben. Statt des normalen Fettkörpers, in welchem die Larve gewöhnlich lebt und von welchem sie sich ernährt, kommt sie jetzt in einem Konglomerate von ganz unnützbaren ja vielleicht für sie ganz schädlichen Tritoblasten zu liegen. Kein Wunder, daß die Larve zu wachsen aufhört und mit der Raupe zusammen abstirbt. Und in Wirklichkeit ist auch im Jahre 1902 in der Umgegend von Kischinew, ungeachtet der großen Zahl von Tachinen und Hymenopteren, die ihre Nachkommenschaft den *Mamestra*-Raupen anvertrauten, kein einziges Imago derselben ausgeschlüpft. Alles wurde von der Sporozoe unterdrückt, die den vollsten Sieg über alle ihre Konkurrenten davontrug.

Analoge Erscheinungen habe ich vielmals auch bei der *Heliothis dipsaceus* L. beobachtet, jedoch will ich mich hier in die Details nicht einlassen.

Wie ungenügend nun meine Angaben über die *Mamestra*-Sporozoe auch sein mögen, genügen sie doch, wie mir scheint, um den Parasiten wieder zu erkennen, falls er dem Forscher unter die Augen fallen soll. Ich will ihn daher provisorisch als *Microklossia mamestrae* bezeichnen. Jedenfalls ist auch diese *Microklossia* ein für die Lepidopteren höchst gefährlicher Feind, da sie die *Mamestra*-Raupen so zusagen vor den Augen des Beobachters buchstäblich vernichtete. Keine einzige konnte sich zur Puppe emporarbeiten. Alles ging zugrunde.

Kapitel VI.

Über die Sporozoen der *Aporia crataegi*.

Die von mir gesammelten Tatsachen zur Naturgeschichte der Sporozoe, die ich bei der *Aporia crataegi* entdeckt habe, sind leider ebenso dürftig wie diejenigen der *Microklossia mamestrae*. In ihrer meist typischen Form erscheint die Sporozoe wie gewöhnlich im

Fettkörper. Die kranken Raupen, Puppen und Schmetterlinge sind von außen meist rein und sehen normal aus. Nur an solchen Raupen, bei denen die Krankheit weit fortgeschritten ist, sind äußerliche Merkmale ihres Zustandes sichtbar. So zeichnen sich solche Raupen durch die Trägheit ihrer Bewegungen, durch ihr herabgesetztes Wachsen und fast erloschene Freßlust aus. Die ganz jungen kranken Räupchen, die sich zu Ende des Sommers in ihre Coccons einspinnen, sterben in denselben zu zehnen und zu hunderten. Auch reagieren die Puppen, die in genannter Krankheitsstufe stehen, schwach auf äußere Reize oder werden ganz starr. Auch bekommen sie eine außergewöhnliche Färbung total oder stellenweise. Endlich sterben die meisten Schmetterlinge Männchen wie Weibchen noch ehe sie ihre Geschlechtsreife erreichen oder, wenn schon geschlechtsreif, bleiben die Weibchen unfruchtbar, wie wir es bei den kranken *Sticticalis*-Weibchen gesehen haben, die an *Microklossia* leiden. Jedoch scheint die Sporozoe der *Aporia*, wie wir sehen werden, nicht zur *Microklossia* zu gehören. Aus Gründen die wir unten näher anführen, wollen wir diese Sporozoe *Aporiella dimorpha* nennen.

Die meist charakteristische Form der *Aporiella* ist, wie schon oben angedeutet, im Fettkörper der kranken *Crataegi*-Raupen anzutreffen. Bei solchen Raupen ist der Fettkörper mehr oder weniger vom Parasiten aufgefressen. Zuerst werden die Kerne der Fettkörperzellen aufgefressen. Der Fettkörper ist von der Sporozoe überfüllt, die sich auf verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung befindet. Es fällt aber auf, daß im Fettkörper überall und gleichzeitig zwei verschieden gestaltete Formen nebeneinander auftreten: die eine ist feinkörnig m und färbt sich daher etwas schwächer (Taf. VI, Fig. 109 und 110), die andere ist grobkörnig k und färbt sich intensiver. Meistenteils sind beide Formen untereinander vermischt und sind im Fettkörper überhaupt in gleichen Quantitäten anzutreffen. Ich mußte sehr lange nachsuchen, bis ich eine Stelle auffinden konnte, wo ausschließlich feinkörnige Formen zu sehen waren (Fig. 110, Taf. VI) und eine andere Stelle wo umgekehrt die grobkörnigen an Zahl überwiegen (Fig. 109, Taf. VI). Die abgebildeten Schnitte sind mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Auf Fig. 110 sehen wir die feinkörnigen Sporozoen von verschiedener Größe und verschiedenen Umrissen. Außer dem Kerne, der meistens auch seinerseits von ganz feinen Chromatinkörnern erfüllt ist, befinden sich an der Peripherie der Sporozoe nicht viele einzelne längliche Körner, die stark gefärbt sind (m' m' auf Fig. 109 u. 110). Im Kerne der Sporozoe ist der Binnenkörper oft in der üblichen

Teilungsform anzutreffen (m'', Fig. 109) oder ist der Kern von Chromatin durchsetzt und stark gefärbt (m''' m''' Fig. 110). In den grobkörnigen Sporozoen sind die Kerne denjenigen der feinkörnigen ähnlich (K' K' Fig. 109). Die Körner aber bei den grobkörnigen sind stets kugelrund.

Um diese ständige Duplizität der Form unserer Sporozoe hervorzuheben, habe ich dieselbe *dimorpha* genannt. Dergleichen zwei verschiedene Formen der freischwimmenden Sporozoen habe ich auch im Blute der *Crataegi*-Raupen gefunden. Auf Fig. 113, Taf. III, sehen wir eine ganz junge frei im Blute lebende Form der grobkörnigen Sporozoe und auf Fig. 114 u. 115. Taf. III, ebensolche feinkörnige Formen. Die Präparate sind nach der Giemsa-Methode nach dem von mir abgeänderten Verfahren gefärbt. Sie stammen von einer großen *Crataegi*-Raupe her, die schon äußerlich als an der Krankheit leidend erschien.

Leider kann ich keine Angaben machen, die zur Naturgeschichte unserer *Aporiella* beitragen könnten. In ganz jungen Raupen ist unsere *Aporiella* im Fettkörper in sehr kleiner Zahl vorhanden und befindet sich in sehr frühen Entwicklungsstadien. Fig. 111 auf Taf. VI gibt uns das Bild eines solchen Fettkörpers, in welchem auf der linken Seite vier Sporozoen stecken. Die Kerne der Fettzellen fehlen auf dieser Seite gänzlich. Jedoch auf der rechten Seite, wohin die Sporozoen noch nicht hineingedrungen sind, sind alle Kerne der Fettzellen auf ihrem Platze (ee auf Fig. 111).

Von den anderen Eigentümlichkeiten der *Aporiella* will ich folgendes hervorheben. Während die Microklossien, wie wir gesehen haben, das Nervensystem der *Sticticalis* nicht angreift, rückt die *Aporiella* sehr oft in das Nervensystem der *Aporia crataegi* ein. Auf Fig. 112 der Taf. VI ist ein Schnitt abgebildet, der durch ein paariges Nervenganglion der Bauchkette einer kranken *Crataegi*-Raupe führt. Wie man sieht, sind unterhalb der Nervenmucosa von beiden Seiten zu je eine Sporozoe (SS) hineingedrungen. Es sind das zwei grobkörnige Aporiellen.

Auch muß ich hinzufügen, daß die *Aporiella* in sehr hohem Maße die Hypoderma der Raupe befällt, was bei Microklossien nicht der Fall ist.

Was nun die Frage über den Dimorphismus anbelangt, den unsere *Aporiella* aufweist, so halte ich es für wahrscheinlich, daß wir hier mit einem geschlechtlichen Dimorphismus zu tun haben, wie es dergleichen schon bei manchen Hämosporidien beobachtet wurde. Die feinkörnigen Formen sind wahrscheinlich die Micronten

(die zur Microgametenbildung führen), die grobkörnigen — die Macronten (sie führen zur Macrogametenbildung).

Kapitel VII.

Schlussbetrachtungen.

Noch bei einer Reihe anderer Lepidopteren habe ich Sporozoen gefunden und zwar unter ihnen auch solche, die zu den Microklossien zu gehören scheinen. Jedoch sind die diesbezüglichen Ergebnisse meiner Untersuchungen noch dürftiger, als die bei der *Mamestra* und *Aporia* festgestellten und will ich mich bei denselben hier gar nicht aufhalten. Nur das möchte ich hier betonen, daß die Lepidopterenforschung hinsichtlich der neuen Sporozoen reiches und sehr bequemes Material liefern kann und wird, und dürften die Sporozoenforscher nicht versäumen, dieses Material auszunutzen.

Nun will ich zum Schlusse dieser Arbeit, über die ich zugleich etwas ausführlicher in den Denkschriften des Russischen Bureau für Entomologie berichte, ein paar Schlußworte über die Stellung unserer Microklossien im Sporozoensystem sagen.

Das hier Mitgeteilte, ungeachtet der beträchtlichen Lücken, die auch meine *Microklossia*-Untersuchungen noch aufweisen, bestätigt, wie mir scheint, die am Anfang dieser Arbeit aufgestellte Meinung, daß von nun an eine Teilung der Sporozoen in Telo- und Neosporidien als überflüssig erscheinen darf. Die Myxo- (inkl. der Micro- und Sarco-)Sporidien dürften schon nicht mehr den Telosporidien gegenübergestellt werden. Vielmehr bilden alle Sporozoen eine einheitliche Protistengruppe mit einer einheitlichen Entwicklungsgeschichte. Die unverkennbaren verwandtschaftlichen Beziehungen der Myxosporidien zu unseren Microklossien in der postcopulationalen Entwicklungshälfte der letzteren, verbinden auf das Engste die Myxosporidien mit den Coccidien, bei denen die präcopulationale Entwicklungshälfte fast genau so verläuft, wie bei *Microklossia*. Nichts destoweniger muß die Myxosporidiengruppe inkl. der Microklossien als ein autonomer Sporozoenzweig, den Coccidien- und Hämosporidienzweigen gleichgeltend an deren Seite aufrecht erhalten bleiben.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns jetzt, worin die Autonomie dieser Gruppe besteht. Sie besteht hauptsächlich darin, daß diese

Gruppe eine stark entwickelte Blastogenese besitzt, d. h. daß bei ihnen zwischen der Oocystenbildung und Sporenbildung sich eine größere Zahl von Generationen einschaltet, es werden Proto-, Deuto-, Trito-, kurz Heteroblasten gebildet, die viele Generationen liefern. bis die endgültigen Sporen gebildet werden können. Es scheint mir daher berechtigt zu sein, dieser Gruppe den Namen Polyblastidia beilegen zu dürfen, im Gegensatz zu den Coccidien und Hämosporidien, die als Paucoblastidien bezeichnet werden dürfen. Bei den Hämosporidien ist die Blastogenese sogar soweit herabgesetzt, als nur möglich.

Da der größte Teil der Lebensgeschichte der Polyblastidien in der Blastogenese verläuft, so ist es kein Wunder, daß dem Forscher die Blasogenese immer wieder vor Augen kommt. Noch ein zweiter Umstand trägt dazu bei. Die Heteroblasten, die bei den Tieren die bösen Geschwülste hervorrufen oder die Organengänge ausfüllen, springen selbst in die Augen, während die präcopulationalen Zustände versteckt unter den Formelelementen des Blutes leben. So war die Degeneration des Fettkörpers bei *Mamestra oleracea* unter dem Einflusse der Heteroblasten schon mit der Lupe leicht zu konstatieren, während die Schizonten auch mit dem Mikroskope nicht aufgesucht werden konnten. Letzteres kann ich so erklären, daß ich die kranken *Mamestra*-Raupen nur im Herbst (August 1902) untersuchte, während die Copulation und Schizogonie wahrscheinlich schon im Juni oder Juli stattgefunden haben.

Auch bei Fischen, bei denen schon so viele hunderte von Myxosporidienspecies gefunden wurden, werden am liebsten die bösen Geschwülste oder die verschiedenen Kanäle untersucht, wo natürlich fast ausschließlich Heteroblasten (auch Sporenbildung) beobachtet werden können. Vielleicht ist das die Ursache, daß wir bis jetzt nur einen Bruchteil ihrer Lebensgeschichte erforschen konnten. Man dürfte vielleicht die präcopulationalen Stadien der entsprechenden Myxosporidien irgend wo anders suchen. Da würde man auch zur Copulation und von dort zur Blastogenese gelangen.

Möglich, daß auch bei Fischen (wenigstens für gewisse Myxosporidien) sich die ganze Lebensgeschichte der Sporozoen in ein und demselben Exemplar des Wirtes abspielt wie bei den *Sticticalis*-Raupen, jedoch nur zu gewissen Jahreszeiten. Ich bin im Besitz von einigen *Sticticalis*-Raupen, die aus der Frühsommersgeneration herstammen und von mir in Schnittserien zerlegt sind. In denselben sieht man in ein und demselben Tier fast die gesamte Lebensgeschichte nebeneinander, von den Schizonten an bis zu den Trito-

blasten, was diejenige Lebensgeschichte bestätigt, die sonst an Vertretern verschiedener Generationen untersucht werden mußte. Möglich, daß im Blutsystem der Fische sich die Elemente eben derselben Myxosporidien aufsuchen lassen werden, die die Geschwülste bei denselben Fischen hervorrufen oder in den Gängen der Organe leben. Es wäre in solchem Falle nötig in den Wasserbecken, wo die zu untersuchende Myxosporidienkrankheit herrscht, das Blutsystem solcher Fische derselben Species zu untersuchen, welche von Geschwülsten noch nichts aufzuweisen haben und äußerlich ganz normal aussehen. Gewiß müssen im voraus die Formelemente des Blutes ganz gesunder Fische tüchtig erforscht werden, um Verwechslungen zu vermeiden. Jedoch ist auch zu erwarten, daß bei anderen Myxosporidien die Präcopulationsstadien sich in anderen Tieren als Fische, also in Zwischenwirten abspielen. Als solche können im Wasser lebende Insekten, Blutegel oder dergl. andere erscheinen. Es werden dann auch diese mit in die Untersuchung herangezogen werden müssen.

Jedenfalls wissen wir jetzt, wie eigentlich die erste Hälfte des Entwicklungskreises der Myxosporidien sich gestalten dürfte, falls eine solche existiert: Die Microklossien und ihre Lebensgeschichte sind, wie mir scheint, als lebendiges Vorbild anzusehen, das zur Entscheidung dieser Frage beitragen dürfte. Die Wissenschaft wird es wohl nicht versäumen die diesbezüglichen „Arcana naturae“ aufzudecken. Das würde uns vielleicht dazu führen, der so verderblichen bösen Geschwülste bei Menschen und Tieren endlich Herr zu werden.

Kischinew, im November 1906.

Literaturverzeichnis.

1) J. Anglas: Observations sur les métamorphoses de la guêpe et de l'abeille. in: Bull. scientifique de la France et de la Belg. 1901 Bd. 34.

2) Berlese, A.: Osservazioni su fenomeni che avengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. Firenze 1899 und Portici 1901.

3) Giemsa, G.: Färbemethoden für Malariaparasiten. in: Centralbl. f. Bacteriol. I. Abt. Bd. 32 1902 Nr. 4.

4) Doflein, Fr.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 11 1898.

5) —: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. 1901.

6) Doflein, Fr.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 14.
7) Krassilstschik, J.: Sur la graphitose et la septicaemie chez les insectes. in: Mémoires de la Société Zoologique de France 1893.
8) —: Sur les parasites des vers à soie sains et malades. in: Mém. de la Soc. Zool. de France 1896, und: Sur les microbes de la flacherie et de la grasserie des vers-à-soie. in: Compt. rend. de l'Acad. des Sciences de Paris 1896 31 août.
9) —: Sur les bactéries biophytes, Note sur la symbiose des pucerons avec des Bactéries. in: Ann. de l'Inst. Pasteur 1889.
10) —: Zum Studium der biophyten Bacterien in den Protokollen der anatomisch-physiologischen Sektion der VIII. Versammlung Russischer Naturforscher und Ärzte im Jahre 1889. (Russisch.)
11) —: Ein neuer Feind des Eurycreon sticticalis. in: „Choziain" (Der Landwirt) 1902 Nr. 1. (Russisch.)
12) —: Sur une affection parasitaire des Lépidoptères produite par un Sporozoaire nouveau (Microclossia prima). in: Compt. rend. des Séances de la Soc. de Biol. 1905 T. 58.
13) Marino, F.: Coloration des Protozoaires. in: Ann. de l'Inst. Pasteur 1904 T. XVIII.
14) Pérez, Charles: Contribution à l'étude des Métamorphoses. in: Bull. scient. de la France 1902 T. 37.
15) —: Le cycle évolutif de l'Adelea mesnili. in: Arch. f. Protistenk. Bd. II H. 1 1903.
16) Frenzel, J.: Einiges über den Mitteldarm der Insekten. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.
17) Schaudinn, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XIII 1900.
18) Vahlkampf, Erich: Beiträge zur Biologie von Amoeba limax. in: Arch. f. Protistenk. Bd. V 1905.

Tafelerklärung.

Alle Figuren der frei im Blut lebenden Microklossien auf Taf. I und II sind bei ein und derselben Vergrößerung (1000 mal) gezeichnet, was einen Einblick in ihre natürlichen Größenverhältnisse gewährt. Alle Zeichnungen, welche verschiedene Gewebe darstellen (auf den übrigen Tafeln), sind bei einer Vergrößerung von 600 mal gezeichnet. Nur Fig. 103a ist 1500 mal und 94a u. 105 sind 3000 mal vergrößert. Sämtliche Abbildungen sind mit der Camera lucida von Leitz gezeichnet. Das Mikroskop war ein Apochromat von Zeiss mit homogener Imm. 2.0. Die Beleuchtung Auerlicht.

Die Präparate, von welchen die Zeichnungen auf Taf. I u. II gemacht sind, sind nach der von mir abgeänderten Giemsa'schen Methode gefärbt. Ebenso gefärbt sind auch die Präparate auf Fig. 93, 95, 96, 97, 99, 100, 101, 102, 103, 103a, 113, 114 u. 115. Die Fig. 94, 94a, 98, 106, 107, 108, 109, 110, 111 u. 112 sind von Präparaten abgebildet, die mit Hämatoxylin nach Heidenhain, nachträglich mit Aurantia gefärbt sind.

Alle Figuren, die diese oder jene Gewebe von Insekten wiedergeben, sind von der Malerin Fräulein Ranisch, die für das Zoologische Institut zu Berlin arbeitet, nach Schnittpräparaten gezeichnet worden. Alle übrigen Figuren, die die nackten Parasiten darstellen, auch alle Textfiguren sind vom Verfasser nach gefärbten Präparaten gezeichnet. Die Textfiguren sind alle halb schematisch, die Bilder auf den Tafeln naturgetreu.

Tafel I.

Microklossia prima [Krass.].

Die Fig. 1—11 stellen die erste agamogenetische Generation der Microklossien dar.

Fig. 1. Ein ausgewachsener typischer Schizont, der sich zur Teilung anschickt. Nach der Romanowsky-Giemsa'schen Methode wird der Schizont blau, sein Kern rosarot, sein Binnenkörper blau gefärbt.

Fig. 2. Ein Schizont, dessen Binnenkörper im Anfang der Teilung steht.

Fig. 3. Der Binnenkörper des Schizonten hat sich in zwei geteilt.

Fig. 4—7. Stadien der ferneren Teilung des Binnenkörpers.

Fig. 9. Im Schizonten haben sich vier Binnenkörper gebildet.

Fig. 10. Der Kern des Schizonten hat sich in zwei geteilt. Es haben sich zwei Kerne gebildet mit je zwei oder drei Binnenkörperchen in einem jeden.

Fig. 11. Der Kern des Schizonten hat sich in vier geteilt, was zur Bildung von vier Merozoiten führt.

Fig. 12—36. Gametogonie.

Fig. 12—25. Macrogametogonie.

Fig. 12. Ein Macront, dessen Kern sich in zwei teilt.

Fig. 13. Im Macronten werden zwei junge Macronten (Merozoiten) gebildet.

Fig. 14. Der Kern des Macronten fängt an sich in vier zu teilen.

Fig. 15. Ein Macront, der sich zur Vierteilung anschickt.

Fig. 16. Ein Macront, dessen Kern sich in vier geteilt hat, in Form von x.

Fig. 17. Die aus der Teilung hervorgegangenen Kerne bilden eine Kette. Die Sporozoe steht senkrecht, mit ihrer Längsachse dem Beobachter zugewendet.

Fig. 18. Der Kern des Macronten schickt sich zur Vierteilung an.

Fig. 19. Ein Macront, dessen Vierteilung verschieden ist von der in Fig. 16 abgebildeten.

Fig. 20. Ein Macront vor seinem Zerfall in vier Merozoiten.

Fig 21. Ein junger Macront (Merozoit). Sein Kern ist länglich und nimmt den größten Teil der Zelle ein.

Fig. 22. Ein viel größerer Macront, aus dem durch Zweiteilung Macrogameten entstehen. In einem jeden Kern sind zwei Binnenkörperchen zu sehen.

Fig. 23 u. 23a. Macrogameten. Im Kern spielen sich Vorgänge ab, die die Macrogamete zur Copulation vorbereiten. (Bildung von Restkernen siehe im Text und auch Fig. 92 auf Taf. II.)

Fig. 24. Ein ferneres Stadium desselben Vorganges.

Fig 25. Eine reife Macrogamete mit einem sehr starken Binnenkörper.

Fig. 26—36. Microgametogonie.

Fig. 26. Ein Micront, der zur Teilung bereit ist.

Fig. 27. Ein junger Micront mit einem großen länglichen Kern, der den größten Teil seines Körpers einnimmt.

Fig. 28. Ein zur Zweiteilung sich anschickender Micront (Bildung zweier Merozoiten).

Fig. 29. u. 30. Micronten, die sich zur Vierteilung vorbereiten.

Fig. 31. Micront, dessen Kern sich in vier teilt.

Fig. 32. Der Kern des Micronten hat sich in vier Kerne geteilt, die in der x-Form liegen.

Fig. 33. Der Micront hat sich in vier Merozoiten zerteilt.

Fig. 34. Der Micront hat vier Microgameten gebildet. In einem jeden sind je zwei Binnenkörperchen zu sehen.

Fig. 35. Ein junger Microgamet, der die dem Micronten zukommende spindelförmige Gestalt noch beibehält. Die Chromatinmenge seines Kernes ist ziemlich groß.

Fig. 36. Ein reifer Microgamet, dessen hinteres Ende sich abgerundet hat. Der Kern steht im Teilungszustande.

Fig. 37 u. 38. Copulation.

Fig. 37. Copulation. *M'* der Macrogamet mit einem großen Kern *f* und großem Binnenkörper in seinem Innern. *M''* Microgamet, dessen Kern *m* mit zwei Binnenkörperchen dem Macrogametenkern *f* dicht anliegt.

Fig. 38. Ein befruchteter Macrogamet oder Oocyste. Die beiden Kerne sind miteinander verschmolzen. Der Microgamet ist schon weggefallen; *a* und *b* Reduktionskerne.

Fig. 39—42. Blastogonie.

Fig. 39. Eine Oocyste mit einem großen bläschenförmigen Kern *k*, der reich an Chromatin ist. Inmitten der Oocyste hat sich ein Protoblast *p* geibldet, der in einer kugelrunden Vacuole („Lücke“ nach Doflein) liegt. Der Binnenkörper des Protoblasten hat sich schon in zwei geteilt, wobei einer der Binnenkörper viel größer ist als der andere.

Fig. 40. Eine Oocyste mit zwei Protoblasten in ihrem Innern *p'* und *p''*. Die Lücke *v*, in welcher der Protoblast *p'* liegt, erweitert sich und öffnet sich hernach, um den Protoblasten *p'* in das umgebende Blutsystem des Insekten frei zu lassen. *k* der Kern der Oocyste.

Fig. 41. Eine Oocyste mit zwei Protoblasten *p'* und *p''* und mit dem Kern *k*. Die Lücke *v* hat sich stark erweitert.

Fig. 42. Eine Oocyste mit vier Protoblasten in ihrem Innern p^1, p^2, p^3, p^4. In der Oocyste befinden sich noch ein Kern *k*, der an Größe stark reduziert ist, und zwei Vakuolen („Lücken“) p^5 und p^6, aus denen die Protoblasten schon hinausgetreten sind.

Fig. 43—54 a. Deutoblastogonie.

Fig. 43. Ein freier Protoblast, dessen Kern sich zur Zweiteilung vorbereitet.

Fig. 44. Ein Protoblast mit vollzogener Zweiteilung des Kernes. Außer den gewöhnlichen Binnenkörpern sind noch zwei „Binnenkörperchen“ außerhalb der Kerne zu sehen (Apocaryonten.[1])

Fig. 45 u. 46. Zur Zweiteilung sich anschickende Protoblasten.

Fig. 47. Der schon in zwei geteilte Kern des Protoblasten schickt sich zur Vierteilung an.

---

[1]) Unter dem Namen „Apocaryonten“ verstehe ich organisierte, anscheinend selbständige Abkömmlinge des Kernes von vorläufig noch unbestimmter Natur, die nicht als normale Tochterkerne angesehen werden können.



Fig. 48. Ein dem in Fig. 47 abgebildeten ähnlicher Kern, der sich in drei teilen wird.

Fig. 49. Ein Protoblast mit drei runden jungen Kernen.

Fig. 50. Die Kerne des Protoblasten werden abgeflacht, legen sich dicht aneinander und fahren fort sich zu teilen.

Fig. 51. Ein Protoblast mit vier Kernen, von denen der obere die Teilung fortführt.

Fig. 52 u. 53. Die abgeflachten Kerne, ihre Teilung fortführend, legen sich zuerst fächerförmig aneinander, nehmen hernach die Gestalt einer Münzensäule an (wie die roten Blutkörperchen beim Menschen). Die gesamte Säule ist etwas gekrümmt, an den Buchstaben C erinnernd.

Fig. 54. Ein Protoblast, in welchem die Kerne nach fortgesetzter Teilung in zwei Reihen zu liegen kommen. Die Grenzen zwischen den einzelnen Kernen sind auf dem Präparat nicht zu sehen.

Fig. 54a. Der Protoblast hat sich endgültig in eine Menge junger Tochterzellen — Deutoblasten zerteilt.

Tafel II.

Microklossia apiculata [Krass.].

Fig. 55—62. Die erste agamogenetische Generation der schnabelförmig zugespitzten *Microklossia*.

Fig. 55. Ein erwachsener Schizont, der sich zur Teilung vorbereitet.

Fig. 56. Ein Schizont, dessen Kern sich in zwei geteilt hat.

Fig. 57 u. 58. Schizonten, die sich zur Vierteilung anschicken.

Fig. 59. Im Schizonten haben sich vier Merozoiten gebildet.

Fig. 60. Ein Schizont, dessen Kern sich zur Sechsteilung vorbereitet.

Fig. 61. Im Schizonten haben sich zwei Kerne gebildet, von denen ein jeder sich weiter teilt. (Diese Teilungsart kommt bei den präcopulationalen Generationen der *Microklossia* sehr selten vor.)

Fig. 62. Die Kerne des Schizonten fahren fort sich weiter zu teilen. (Der fünfte Kern — oben rechts — ist in der weiteren Teilung begriffen.)

Fig. 63—89. Gametogonie.

Fig. 63—75. Macrogametogonie.

Fig. 63. Ein Macront, der sich zur Zweiteilung vorbereitet.

Fig. 64. Der Kern des Macronten hat sich in zwei geteilt.

Fig. 65 u. 66. In den Macronten werden je zwei Merozoiten gebildet.

Fig. 67 u. 68. Der Macront bildet vier Merozoiten.

Fig. 69. Der Kern des Macronten bereitet sich zur Sechs- bis Achtteilung vor.

Fig. 70. Die aus der Teilung hervorgegangenen vier Kerne sind kettenförmig untereinander verbunden. Die Kette ist in verschiedenen Richtungen gekrümmt.

Fig. 71. Die Kernkette ist endgültig in acht Kerne zerfallen (zwei Kerne liegen etwas tiefer und sind daher auf der Zeichnung nicht zu sehen).

Fig. 72. Der Macront hat sechs junge Macronten (Merozoiten) gebildet.

Fig. 73. Im Macronten haben sich zwei Macrogameten gebildet. Ihre Binnenkörper sind verdoppelt. Die Mutterzelle ist in Zerstörung begriffen und ist vom Protoplasma desselben schon nicht vieles zurückgeblieben. Die jungen Macrogameten sind auszuschlüpfen bereit.

Fig. 74 u. 75. Reife Macrogameten. Die Kerne besitzen große längliche Binnenkörper. Im Macrogametenplasma sind Vacuolen zu sehen.

Fig. 76—89. Microgametogonie.

Fig. 76. Ein Micront, der sich zur Zweiteilung vorbereitet.

Fig. 77 u. 78. In den Micronten werden je zwei Merozoiten gebildet.

Fig. 79. Ein Micront, der sich zur Vierteilung anschickt.

Fig. 80 u. 81. Die ferneren Teilungsstadien des Micronten, der sich in vier teilt.

Fig. 82—85. Verschiedene Teilungsstadien der Micronten, die zur Kernkettenbildung führen.

Fig. 87. Im Micronten werden zwei Microgameten gebildet. In einem jeden ist das Binnenkörperchen verdoppelt.

Fig. 88. Im Micronten werden vier Microgameten gebildet.

Fig. 89. Ein fertiger Microgamet. Sein hinteres Ende ist abgerundet. Das vordere Ende ist zugespitzt. Im Kern ist das Binnenkörperchen verdoppelt.

Fig. 90 u. 91. Copulation.

Fig. 90. Copulation. Der Microgamet *M''* ist dem Macrogameten *M'* noch angeheftet. In letzterem sehen wir von unten den Macrogametenkern *f* mit einem Binnenkörperchen. Oberhalb des Macrogametenkernes und dicht an demselben liegt der Microgametenkern *m* mit verdoppeltem Binnenkörperchen. In a und b sehen wir die Reduktionskerne des Macrogameten.

Fig. 91. Ein etwas weiter fortgeschrittener Copulationszustand. Im weiblichen Kern *f* ist der Binnenkörper verdoppelt; im männlichen Kern *m* wird der Binnenkörper weiter fraktioniert (drei Binnenkörperchen). Im oberen Teile des Macrogameten haben sich einige große Vacuolen gebildet.

Fig. 92. Ein Macrogamet, dessen Kern im Präcopulationszustande in einer caryokinetischen Teilungsphase sich befindet, die zur Bildung der Reduktionskerne führt. An beiden Polen des Kernes haben sich zwei kappenförmige Chromatinmassen angesammelt, die untereinander mittels eines starken Bündels paralleler feiner achromatischer Fäden verbunden sind, an welche hier und da äußerst feine Chromatinkörner angeheftet sind. (Die Einzelheiten sind im Text beschrieben.)

Tafel III.

Fig. 93—102. Tritoblastenbildung im Fettkörper der *Sticticalis*-Raupen.[1])

Fig. 93. Endstück eines Lappens des Fettkörpers einer *Sticticalis*-Raupe; *n'* Kerne der Fettkörperzellen. In der Nachbarschaft dieser Kerne befindet sich der Deutoblast *db*, in welchem der Kern *n* und eine Vacuole *v* zu sehen sind. Diese und alle übrigen Figuren auf Tafel III sind nach Präparaten gezeichnet, die nach der von mir abgeänderten Romanowsky-Giemsa'schen Methode gefärbt sind.

Fig. 95. Der Deutoblast *db* ist in den Winkel hineingedrungen, welcher von den Fettzellenlappen *fk* und *fk'* gebildet wird. Unter dem Einfluß der zur Fixierung und Färbung benutzten Reagentien ist der Deutoblast etwas zusammengeschrumpft, weshalb er den ganzen Raum, den er im Fettkörper für sich am Leben gebildet hatte, jetzt schon nicht mehr einnimmt. Auch ist die runde Öffnung zu sehen, durch welche der Deutoblast in den Fettkörper hineingedrungen ist. Der Deutoblast ist von Chromatinkörnern überfüllt, die in Kommaformen erscheinen; *n'* die Kerne der Fettkörperzellen.

---

[2]) In den Originaltafeln waren die Figuren der Entwicklungsgeschichte der *Microklossia* nach geordnet und nummeriert. Beim Drucken aber mußten die Figuren, technischer Zwecke halber, umgeordnet werden, die Numeration aber ist beibehalten worden.



Fig. 96. Ein Durchschnitt durch einen Lappen des Fettkörpers; *n'* seine Kerne. In der untersten Zelle ist der Deutoblast *db* zu sehen, dessen Cytoplasma in eine Menge kleiner Zellchen (Inselchen) zerteilt ist.

Fig. 97. Im Deutoblasten sind die reif gewordenen Tochterzellen (Tritoblasten) voneinander gerückt. Unter dem Einfluß des Parasiten hat sich der Fettkörperstrang zerspaltet und ein Teil der Tritoblasten ist frei geworden.

Fig. 99. In der Fettkörperzelle, die dem Deutoblasten zum Opfer fiel, hat sich eine ganze Menge von Tritoblasten gebildet (*tb*), die voneinander los und ganz selbständig sind. Viele von ihnen sind aus der Fettzelle hinausgetreten.

Fig. 102. Der Fettkörper hat sich unter dem Einfluß des Parasiten zerspaltet; *n'* die Fettzellenkerne, *tb* Tritoblasten, *t'b'* ein Teloblast, der in Sporogonie begriffen ist, *rk* Restkörper, *sc* Sporocysten. Der Schnitt ist durch eine junge *Sticticalis*-Raupe geführt, die ihre zweite Häutung durchgemacht hat.

Fig. 113—115 gehören zu der *Aporiella dimorpha* [Krass.].

Fig. 113. Eine im Blute der *Aporia crataegi* (Raupe) freilebende grobkörnige *Aporiella*.

Fig. 114 u. 115. Zwei im Blute derselben Raupe frei herumschwimmende feinkörnige Aporiellen.

Tafel IV.

Die auf dieser Tafel abgebildeten Figuren gehören auch zur *Microklossia* und zur *Sticticalis* und sind von Präparaten gezeichnet, die zwar wie die auf Taf. III abgebildeten gefärbt wurden, nur ist aber aus ihnen die blaue Farbe gänzlich extrahiert und daher erscheinen die Zeichnungen einfarbig tief rosarot.

Fig. 100. Aus dem oberen Fettzellenstrang (*fk*) sind viele Tritoblasten (*tb*) herausgefallen. Die entsprechenden Zellen der Fettkörper sind mehr oder weniger zerstört. Der nächste untere Fettkörperstrang (*f'k'*) ist vollkommen ganz und vom Parasiten unberührt. Augenscheinlich ging der Schnitt in *fk* nicht durch das Centrum des gewesenen Deutoblasten, sondern etwas höher oder etwas tiefer.

Fig. 101. Ein Schnitt durch den Fettkörper einer ganz jungen *Sticticalis*-Raupe, die hereditär an *Microklossia* leidet; *fk* Fettkörper, *n'* seine Kerne, *tb* eine Gruppe von Tritoblasten, *t'b'* eine Gruppe von Teloblasten. (Näheres im Text.)

Fig. 103. Ein Schnitt durch denselben Fettkörper wie in Fig. 101; *fk* Fettkörper, *n'* seine Kerne. Im Fettkörper sieht man eine ganze Menge Tritoblasten, von denen einige zerstreut liegen (*tb*); andere liegen gruppenweise, indem sie die Plätze der Mutterzellen (der Deutoblasten) *t''b''* einnehmen; endlich sind etwas größere Zellen (Teloblasten) zu sehen (*t'b'*). Im Centrum des Tritoblastenhaufens sieht man den Teloblasten *t'''b'''*, dessen Inhalt sich in eine Menge Sporocysten (*sc*) zerteilt hat; *rk* Restkörper (Vergrößerung 600 mal).

Fig. 103a. Derselbe Teleoblast *t'''b'''* wie auf Fig. 103, nur stärker vergrößert (1500 mal). *sc* Sporocysten mit Sporen in ihrem Innern.

Tafel V.

Die Fig. 94, 94a, 98 u. 105 gehören den *Sticticalis*-Raupen und beziehen sich auf *Microklossia*; Fig. 104 gehört zu *Microklossia periplanetae*; Fig 106 gehört zu *Microklossia mamestrae* und Fig. 112 gehört zu *Aporiella dimorpha*.

Fig. 94. Ein Fettkörperlappen, der aus drei Zellen besteht. In der mittleren Zelle steckt der Deutoblast *db*. Unter dem Einfluß des Parasiten ist das Proto-

plasma dieser Zelle stark degeneriert worden, was aus dem Vergleich dieser Zelle mit den beiden Nachbarzellen erhellt. Die Kerne (n') sind in allen drei Zellen erhalten. Der Kern des Deutoblasten (k) steht in Teilung, auch ist sein Cytoplasma in eine Menge kleiner Teile (Inselchen) zerfallen. In einigen derselben (siehe die obere Reihe) sind Chromatinkörner zu sehen.

Fig. 94a. Der stark vergrößerte Kern k des Deutoblasten aus Fig. 94. Es sind zwei Sphäroide zu sehen (k' u. k''). In dem ersten sieht man das unterste Polarchromatinkorn, das in Zweiteilung begriffen ist. Das auch ziemlich große obere Polarchromatinkorn ist in Teilung noch nicht eingetreten. Die Polarkörner sind untereinander mittels feinster Fäden verbunden. Senkrecht zur Verbindungslinie dieser beiden Körner liegen peripherisch im Sphäroid etwas kleinere Äquatorialchromatinkörner, die ihrerseits mittels Fäden untereinander verbunden sind. In den Punkten, in welchen sich die meridionalen und äquatorialen Fäden kreuzen, sind ganz feine Chromatinkörnchen zu sehen. In dem benachbarten Sphäroid k'' ist ein Teil analoger Körner und Fäden zu sehen (Vergrößerung 3000 mal).

Fig. 98. Schnitt durch einen Fettkörperstrang einer *Sticticalis*-Raupe. Auf der kleinen Fläche, die der Schnitt bildet, sind ganze vier Deutoblasten zu sehen. Drei von ihnen bilden Tritoblasten. Einer von den Deutoblasten (db^1) ist erst vor kurzem in den Fettkörper hineingedrungen; db^2, db^3 und db^4 haben sich schon zerteilt und Tochterzellen (Tritoblasten) gebildet: n' Kerne des Fettkörpers.

Fig. 104. Eine freie (*Microklossia*?-) Spore aus der schwarzen Schabe (*Periplaneta orientalis*).

Fig. 105. Eine freie Spore der *Microklossia* mit einem aus derselben austretenden Sporozoiten aus dem Malpighi'schen Gefäß eines ganz jungen *Sticticalis*-Räupchens (Vergrößerung 3000 mal).

Fig. 106. Ein Teil des Fettkörpers (FK) einer infizierten Mamestraraupe. In demselben sind mehrere Tritoblasten zu sehen (tb). Die Kerne der letzteren (ee) weisen einen maschigen Bau auf und sind in Teilung begriffen. Die Kerne des Fettkörpers sind alle vom Parasiten vernichtet.

Fig. 112. Ein Querschnitt durch die Bauchnervenkette einer *Aporia crataegi*-Raupe. Der Schnitt hat einen paarigen Nervenganglion getroffen. Unterhalb der Kettenhülle sind von rechts und links je eine grobkörnige Aporiella (ss) hineingedrungen.

Tafel VI.

Fig. 107 u. 108 gehören den Raupen von *Mamestra oleracea* und beziehen sich auf *Microklossia mamestrae*. Die Fig. 109, 110 u. 111 gehören den Raupen von *Aporia crataegi* und beziehen sich auf *Aporiella dimorpha*.

Fig. 107. Die Spitze eines Fettkörperstranges, der von Tritoblasten (tb) überfüllt ist. In einigen Tritoblasten sind die Kerne zu sehen ($t'b'$). In der dargestellten Spitze konnten nur noch vier Fettkörperzellen (FK) aufgefunden werden, welche vom Parasiten noch nicht eingenommen wurden. Jedoch ist es schon dem Deutoblasten db gelungen, in die unterste Fettzelle hineinzudringen. Dasselbe ist im Begriff auch der zweite Deutoblast db' nachzuahmen. Die Fettzellen FK behalten noch ihre Kerne bei.

Fig. 108. Ein Stück des Fettkörpers FK, der vom Tritoblasten tb vollgepfropft ist. Nach Zerstörung des Fettkörpers wird ein Teil der Tritoblasten frei ($t'b'$). Der Schnitt ging durch eine parasitische Hymenopterenlarve FL, die im Fettkörper der Raupe lebte. Auf dem Schnitte sind von der Larve zu sehen: D ihr Darm-

kanal, *G* ein großes Nervenganglion und außerdem einige Zellenkomplexe, die zum Aufbau anderer Organe dienen. Die gesamte Larve ist von einer Chitinhülle *S* umgeben. Die Larve ist samt der Mamestraraupe, die sie beherbergte, zugrunde gegangen.

Fig. 109. Ein Lappen des Fettkörpers von *Aporia crataegi* (Raupe), der von der *Aporiella* überfüllt ist. Die meisten Exemplare sind grobkörnig (*kk'*). Doch sind auch feinkörnige *mm'* zu sehen; in *m''* hat sich der Binnenkörper verdoppelt. Die Kerne der Fettzellen sind alle aufgefressen.

Fig. 110. Ein anderer Schnitt durch den Fettkörper wie auf Fig. 109, in dem ausschließlich feinkörnige Aporiellen zu sehen sind (*m*, *m'*, m^2 etc.).

Fig. 111. Ein Schnitt durch den Fettkörper eines ganz jungen *Crataegi*-Räupchens, das von *Aporiella* angesteckt ist. *SS* junge Deutoblasten; *ee* Kerne des Fettkörpers.

Studien über parasitische Protozoen.

I. Di Sporenbildung bei *Ceratomyxa drepanopsettae mihi.* [1])

Von

S. Awerinzew,

Privatdozent an der Universität St. Petersburg.

(Hierzu Tafel VII u. VIII.)

Der Prozeß der Sporenbildung bei den Myxosporidien hat seit verhältnismäßig langer Zeit die Aufmerksamkeit verschiedener Forscher auf sich gelenkt; als ich jedoch, in der Absicht die genannten Protozoen einem näheren Studium zu unterziehen, mich mit dieser Frage auf Grund der vorliegenden Literaturangaben bekannt machen wollte, fiel mir sofort der Umstand in die Augen, daß unsere bisherigen Kenntnisse von der Bildung der Sporen bei den Myxosporidia überhaupt äußerst lückenhaft, schematisch und unvollständig sind.

Als erste haben Bütschli (1881, S. 644 u. ff.), Balbiani (1884, S. 138 u. ff.) und Thélohan (1895, S. 277 u. ff.) versucht, den Prozeß der Sporenbildung bei einigen Arten von Myxosporidien zu verfolgen; die von diesen Forschern erzielten Resultate wurden durch die Arbeiten von Cohn (1895, S. 29 u. ff.) und Doflein (1898, S. 308 u. ff.) bestätigt und teilweise auch ergänzt.

Auf Grund der Befunde aller dieser Forscher geht die Bildung der Sporen mit zwei Polkapseln in folgender Weise vor sich: um

---

[1]) Der nachstehende Aufsatz gibt eines der Kapitel aus einer Arbeit über parasitische Protozoen wieder, welche der Verfasser gegenwärtig in russischer Sprache veröffentlicht. (Trav. Soc. Natur. St. Petersbourg Bd. 38 Lief. 2 1908.)



einige einzelne Kerne des Amöboids der Myxosporidie herum sondern sich Protoplasmabezirke ab und die auf diesem Wege resultierenden einkernigen Zellen endogenen Ursprungs verwandeln sich sodann in den Keim zweier Sporen. Dieser letztere hat seitens der verschiedenen Autoren auch verschiedene Bezeichnungen erhalten, und zwar entweder als „Sporoblast erster Ordnung“, oder als „primäre kugelige Bildung“, oder endlich als „Pansporoblast“. Indem ich die ohnehin schon recht verwickelte Nomenklatur der verschiedenen Fortpflanzungsstadien bei den Protozoen nicht noch komplizierter gestalten möchte, behalte ich für den Keim der beiden Sporen bei den Myxosporidien den von GURLEY (1894, S. 74) vorgeschlagenen Namen Pansporoblast bei, welcher in der zoologischen Literatur die weiteste Verbreitung gefunden hat.

Der Kern eines jeden Pansporoblasts teilt sich auf mitotischem Wege so lange, bis sich in demselben acht oder zehn Kerne gebildet haben; nur nach den Beobachtungen von COHN (1895, S. 30) dauert die Teilung der Kerne in den Pansporoblasten von *Myxobolus* noch länger fort, so daß dieser Autor in denselben nicht bloß sechs oder acht, sondern zehn oder sogar zwölf Kerne beobachten konnte. Hierauf teilt sich das Protoplasma des Pansporoblasts in zwei Hälften, welche die Bezeichnung von Sporoblasten erhalten. Während dieses letzteren Vorganges gelangen zwei Kerne des Pansporoblasts nicht in das Protoplasma der Sporoblasten, und diese letzteren enthalten demnach nur vier oder sogar nur drei Kerne; in letzterem Falle wächst die Zahl der Kerne durch Teilung eines derselben dennoch bis auf vier an.

Zwei der Kerne des Sporoblasts bilden den Kern der Polkapseln der zukünftigen Spore, die zwei anderen dagegen repräsentieren den eigentlichen Kern ihres Protoplasmas (d. h. des Sporoplasmas).

Bisher ist die Sporenbildung hauptsächlich bei *Myxidium lieberkühni* sowie bei einigen anderen vielsporigen Myxosporidien untersucht worden; nur DOFLEIN (1898) hat, und auch dies nur nebenbei, auf den Verlauf des in Rede stehenden Prozesses bei den zweisporigen Myxosporidien hingewiesen.

Als meine vorläufige Mitteilung über die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner Studien über die Sporenbildung bei den zweisporigen Myxosporidien sich bereits im Drucke befand (1907), erschien die vorläufige Mitteilung von SCHRÖDER (1907a), durch welche unsere früheren Anschauungen von dem Verlauf des Prozesses der Sporenbildung bei den Myxosporidien beträchtlich modifiziert werden.

Allein auch diese Arbeit, gleich der kurzen Notiz von MERCIER (1896), welche sowohl mir wie auch SCHRÖDER unbekannt geblieben

ist, behandelt nur die Entwicklung der Sporen bei den vielsporigen Myxosporidien — den Myxosporidia polysporogenea.

Eine Darlegung der in diesen beiden letzterwähnten Arbeiten enthaltenen Ergebnisse würde mich veranlassen schon Gesagtes späterhin — bei der Vergleichung der von Schröder, Mercier und mir erzielten Tatsachen — wiederholen zu müssen; ich ziehe es daher vor, diese Ergebnisse bei der Schilderung meiner eigenen Beobachtungen über die Sporenbildung bei den Myxosporidien mit zu besprechen.

Das Material, dessen ich für die von mir unternommene Arbeit bedurfte, habe ich aus Fischen gewonnen, welche hauptsächlich unweit der Biologischen Murman-Station im Bereiche des Kola-Fjords und der Motowskaja-Bucht erbeutet wurden; zum kleinen Teil aber im Bereiche des östlichen Finmarkens (in Norwegen) und an den Ufern der Bäreninsel. In der Gallenblase der rauhen Scholle — *Drepanopsetta platessoides* — wird man sowohl an deren Wandungen wie auch in der Galle selbst fast stets eine beträchtliche Menge von Myxosporidien finden können, welche ich auf Grund der Gestalt und Größe der Sporen sowie des Baues der Amöboiden selbst auf eine neue, noch nicht beschriebene Species der Gattung *Ceratomyxa* beziehe und nach dem Namen ihres Wirtstieres *C. drepanopsettae* nenne. Diese zweisporige Myxosporidie, welche sich durch die beträchtlichen Dimensionen sowohl des Amöboids selbst, als auch der Sporen auszeichnet, hat denn auch das hauptsächlichste Material abgegeben, an welchem ich den genannten Verlauf der Sporenbildung verfolgen konnte. Zum Vergleiche habe ich jedoch noch zweisporige Myxosporidien aus der Gallenblase von *Cottus scorpius* (Murman-Küste), wo man fast immer eine *Myxidium incurvatum* [Téhl.] nahestehende Myxosporidie antreffen kann, sowie auch noch andere zwei- und vielsporige Myxosporidien aus der Gallen- und Harnblase anderer Seefische untersucht.

Wie dies auch zu erwarten war, ergab die Untersuchung von lebenden Myxosporidien fast gar keine Resultate; einen großen Teil meiner Untersuchungen führte ich an Totalpräparaten aus und habe nur zur Kontrolle der erzielten Ergebnisse sowie für das Studium der Einzelheiten des Prozesses die Schnittmethode angewendet.

Die Totalpräparate habe ich entweder nach der von Doflein (1898) angegebenen Methode ausgeführt, wobei ein Tropfen Myxosporidien enthaltender Galle in einer dünnen Schicht auf dem Objektträger verteilt, sodann fixiert und gleich Schnittserien weiter behandelt wird; oder aber es wurden die Myxosporidien einfach in der

angeschnittenen Gallenblase durch Eintauchen der letzteren in die betreffende Flüssigkeit fixiert und darauf ein jedes Exemplar des Parasiten in der üblichen Weise weiter behandelt. Als Fixierungsmittel verwandte ich fast ausschließlich die sogenannte SCHAUDINN'sche Mischung (ein Teil absoluter Alkohol und zwei Teile gesättigte wässerige Sublimatlösung). Versuche mit der Anwendung anderer Fixierungsmittel (z. B. der FLEMMING'schen Mischung) ergaben nichts Neues; Mischungen, in welchen Essigsäure enthalten ist, sind durchaus zu vermeiden, indem ich auf diese Weise einen beträchtlichen Teil des von mir gesammelten Materials verdorben habe, als ich auf einer Reise nach Norwegen begriffen gezwungen war, meine Ausbeute mit Essigsäurehaltigen Mischungen zu fixieren.

Zur Färbung von Totalpräparaten verwandte ich ausschließlich DELAFIELD'sches Hämatoxylin, welches prächtige Resultate ergab; Schnitte wurden mit dem gleichen Tinktionsmittel oder aber mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin gefärbt. Bisweilen erzielte ich günstige Resultate mit der Färbung nach MALLORY (1 proz. Fuchsin S, darauf Bearbeitung mit 1 proz. Phosphor-Molybden-Säure und Färbung in einer Mischung von 0,5 Teilen Anilinblau, 2 Teilen Orange G, 2 Teilen Oxalsäure in 100 Teilen Wasser); ebenso günstige Resultate erhielt ich mit der Methode GIEMSA (1902).

Bei der Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin erzielt man die besten Resultate, wenn man das Präparat zuvor überfärbt und mit einer sehr schwachen Salzsäurelösung differenziert, endlich nach dem Auswaschen mit 1 proz. alkoholischer Ammoniaklösung weiterbehandelt.

Interessante Resultate lassen sich unter anderem durch eine zweite Färbung mit der Mischung Eosin-Azur II nach GIEMSA bereits mit Hämatoxylin gefärbter und darauf differenzierter Präparate erzielen (STEMPELL).

Außerdem habe ich noch eine ganze Reihe anderer Färbemethoden versucht, allein sie alle konnten mir nichts Neues im Vergleiche mit den soeben geschilderten Methoden aufdecken, weshalb ich davon absehe dieselben hier aufzuzählen.

Die Zusammenstellung eines vollständigen Entwicklungscyclus der Sporen irgendeiner Myxosporidie bildet eine recht schwierige Aufgabe; da mir nun im ganzen nur etwa 30 Exemplare von Gallenblasen von *Drepanopsetta platessoides* zur Verfügung standen, so ist es mir selbstverständlich nicht gelungen, ausnahmslos alle Entwicklungsstadien der Sporen der in diesem Fische parasitierenden *Ceratomyxa drepanopsettae* aufzufinden. So ist mir z. B. nicht ein

einziges Mal gelungen, freie, vollständig entwickelte Sporen derselben außerhalb des Protoplasmas der Amöboide selbst zu finden. Ferner sind mir von dieser Myxosporidie nur Exemplare mit zwei Kernen bekannt, da es mir trotz sorgfältigster Nachforschungen nicht gelungen ist, auf meinen zahlreichen Präparaten von *Ceratomyxa drepanopsettae* einkernige Amöboiden aufzufinden; ich zweifle indessen nicht daran, daß ein solches Stadium wirklich existiert, worin ich hauptsächlich durch den Umstand bestärkt werde, daß ich bei einer zweisporigen, in der Gallenblase von *Cottus scorpius* parasitierenden Myxosporidie und zwar bei *Myxidium* sp. (?) mehrere Male Amöboide mit einem Kern (sowohl intra- als auch intercellulär) gefunden habe.

Ungeachtet dieser Unvollkommenheit der mir zur Verfügung stehenden Daten, ist mir sowohl die Bildungsweise der Sporen als auch der Prozeß ihrer Entwicklung — wenigstens in bezug auf die Myxosporidia disporogenea — doch vollkommen klar geworden.

Will man sich der Auffassung von Schröder (1907) anschließen, so würde die Bildung der zweikernigen Myxosporidienamöboide als das Resultat der Plasmogamie zweier einkerniger Individuen angesehen werden müssen; mir persönlich erscheint jedoch eine solche Vorstellung, wenigstens in bezug auf die zweisporigen Myxosporidien, gänzlich unbegründet.

Das Amöboid mit zwei Kernen bildet sich ohne allen Zweifel aus einem einkernigen durch caryokinetische Teilung des ursprünglichen Kernes; die beiden sich auf diese Weise bildenden Kerne sind einander völlig gleichwertig und in morphologischer Hinsicht in keiner Weise voneinander verschieden.

Unter meinen Präparaten habe ich zwei Male Amöboide von *Ceratomyxa drepanopsettae* mit zwei sich caryokinetisch teilenden Kernen im Stadium der Äquatorialplatte gefunden (Taf. VII Fig. 4). Meine Versuche, andere Stadien dieser Teilung aufzufinden, waren bis jetzt erfolglos; ich beabsichtige daher weiter unten eine ausführliche Beschreibung der Kernteilung der Myxosporidien zu geben, wobei auch eine detaillierte Beschreibung der Struktur des Kernes im ruhenden Zustande gegeben werden soll.

Ich vermute, daß wir es bei der Teilung der beiden ersten Kerne des Amöboids von *Ceratomyxa drepanopsettae* mit einer ähnlichen Erscheinung zu tun haben, wie sie von Schaudinn bei der heteropolen Kernteilung bei *Trypanosoma noctuae* (1904) beobachtet wurde, und zwar mit einer Teilung des Chromatins in zwei funktionell verschiedene Teile. Allerdings können wir dem Bilde der sich teilenden

Kerne einstweilen noch keinen Stützpunkt für derartige Vermutungen entnehmen; nichtsdestoweniger sind die beiden hierbei entstehenden Paare von Kernen sowohl durch ihre Größe und Struktur als auch durch die Rolle voneinander verschieden, welche einem jeden von ihnen zufällt.

Das Stadium des Amöboids mit vier Kernen ist eines der bei den zweisporigen Myxosporidien am häufigsten beobachteten (Taf. VII Fig. 5—7). Dabei gehören zwei Kerne dem Körper des Amöboids selbst an und spielen während des ganzen folgenden Lebens der Myxosporidie die Rolle von somatischen vegetativen Kernen, während sich um die beiden anderen herum, und zwar um einen jeden einzeln, ein besonderer Protoplasmabezirk absondert, was zur Bildung zweier besonderer Zellen endogenen Ursprunges innerhalb des Amöboids führt. Wir haben das volle Recht, diese speziellen Bildungen als Zellen aufzufassen, indem ihre völlige Abgesondertheit von dem eigentlichen Amöboid und der weiter unten zu beschreibende Entwicklungscyclus — ganz abgesehen davon, daß diese Gebilde in morphologischer Hinsicht durchaus unseren Begriffen von der Zelle entsprechen — nicht den geringsten Zweifel darüber bestehen lassen, daß wir in ihnen nichts anderes zu erblicken haben, als selbständige Geschlechtszellen von *Ceratomyxa drepanopsettae.*

Das sich um diese geschlechtlichen, generativen Kerne herum abdifferenzierende Protoplasma zeigt gleichsam eine etwas größere Dichtigkeit im Vergleiche mit dem übrigen Protoplasma des Amöboids und es tritt in ihm eine ziemlich beträchtliche Menge von extranucleärem Chromatin in Gestalt kleinster Tröpfchen in den Wänden der Waben des protoplasmatischen Schaumes auf. Auf welche Weise entsteht nun dieses Chromatin? Es liegt natürlich einstweilen keine Möglichkeit vor, die Art und Weise festzustellen, wie dieses Chromatin aus dem Kerne in das Protoplasma übergeht, allein darüber, daß die Art und Weise seines Auftretens die eben geschilderte ist, kann für mich nicht der geringste Zweifel bestehen.

Kennen wir nun etwas Ähnliches bei den übrigen Protozoen? Die Arbeiten von CAULLERY und MESNIL über die Entwicklung der Actinomyxidia, und zwar speziell von *Sphaeractinomyxon stolci* (1905), weisen darauf hin, daß wir es bei diesen, den Myxosporidien nahestehenden Formen mit der gleichen Erscheinung zu tun haben wie bei *Ceratomyxa drepanopsettae*, und zwar mit einer Absonderung der vegetativen und der geschlechtlichen Kerne und der Bildung spezieller Zellen, welche innerhalb der Amöboide von *Sphaeractinomyxon* zur Entwicklung gelangen.

Indem wir bei dem Studium der sich entwickelnden Myxosporidien die Färbung nach der Methode von Mallory (an Schnitten) anwenden, können wir einen gewissen, wenn auch nur recht unbedeutenden Unterschied in den Nuancen der Färbung des Chromatins von *Ceratomyxa*, und zwar hauptsächlich in den Caryosomen der vegetativen und generativen Kerne feststellen; dieser Umstand bestätigt meiner Ansicht nach wiederum unsere Annahme von dem Vorhandensein besonderer Differenzierungen des Chromatins je nach der funktionellen Rolle, welche demselben zukommt. Mit besonderer Deutlichkeit tritt dieser Unterschied in den chemischen Eigenschaften der Kerne dann hervor, wenn man die Amöboide der Myxosporidien, wie ich dies häufig und zwar hauptsächlich an *Myxidium* sp. versucht habe, mit Hilfe von methylalkoholischer Eosin-Methylenblaulösung mit nachfolgender Differenzierung durch Aceton untersucht. Während sich das Paar vegetativer Kerne des Amöboids bei dieser Methode satt rosa färbt, nimmt das andere Kernpaar diese Färbung fast gar nicht an; die Caryosome jedoch werden in beiden Paaren von Kernen fast gleich intensiv blau gefärbt.

Die beiden, allen vegetativen Prozessen des Amöboids der zweisporigen Myxosporidien vorstehenden Kerne wird man natürlich mit vollem Rechte jenen beiden Restkernen der Pansporoblasten gleichstellen können, welche nicht in das Protoplasma der Sporoblasten gelangen, und welche von allen Autoren, von Bütschli angefangen, bis zu Schröder, bei den Prozessen der Sporenbildung in den vielsporigen Myxosporidien aufgefunden worden sind.

Den gleichen Gesichtspunkt bezüglich der Bedeutung dieser beiden Kerne des Amöboids der zweisporigen Myxosporidien vertritt auch Doflein (1898, Seite 311), doch kann ich mich bezüglich des Zeitpunktes der Degeneration der betreffenden vegetativen Kerne in keiner Weise mit diesem Autor einverstanden erklären.

Doflein hat meistens dem Amöboid selbst angehörige Kerne in irgendeinem Stadium des Zerfalles vor sich gehabt („Diese“ (Kerne), schreibt Doflein, „waren noch dazu in den meisten Fällen in irgendeiner Weise abnorm, entweder blasenartig aufgetrieben oder geschrumpft“), und zwar selbst dann, wenn die Sporen noch nicht völlig entwickelt waren; auf meinen Präparaten dagegen erwiesen sich diese selben Kerne während des gesamten Prozesses der Sporenbildung bei *Ceratomyxa* und *Myxidium* als völlig normal.

Obgleich es mir nicht gelungen ist nachzuweisen, was bei *Ceratomyxa drepanopsettae* nach der Entwicklung der Sporen mit dem Protoplasmakörper des Amöboids vor sich geht, so sind doch die

von mir in solchen Fällen an *Myxidium* sp. aus der Gallenblase von *Cottus scorpius* angestellten Beobachtungen ganz dazu angetan, mich auf das gewisseste davon zu überzeugen, daß auch die vegetativen Kerne nebst dem dieselben umgebenden Protoplasma in der Tat degenerieren und zerfallen, doch erfolgt dies erst nach der endgültigen Ausbildung der Sporen. In diesem Falle haben wir es demnach bei Protozoen mit dem Untergang der eigentlichen Mutterzelle nach erfolgter Hervorbringung der Nachkommenschaft zu tun, folglich mit dem wahren, natürlichen Tode einzelliger Organismen. In der letzten Zeit sind nicht wenige derartige Beispiele mitgeteilt worden, durch welche die frühere Ansicht über die Unsterblichkeit der Protozoen widerlegt wird. So haben wir es bei der Sporenbildung von *Ophryocystis*, nach den Arbeiten von Léger (1907) mit der gleichen Erscheinung zu tun, wie bei den zweisporigen Myxosporidien, und zwar sehen wir auch hier geschlechtliche und somatische Zellen, von welchen letztere nach der Bildung der Sporocyste (aus den geschlechtlichen Zellen) gänzlich zerfallen und zugrunde gehen.

In einer der geschilderten reproduktiven Zellen von *Ceratomyxa drepanopsettae* wird man auf Grund des ferneren Prozesses der Sporenbildung einen etwas eigenartigen Macrogametocyt, in der anderen – den Microgametocyt erblicken können. Das Stadium mit zwei Gametocyten innerhalb des Amöboids der Myxosporidie kann, wie bereits weiter oben bemerkt wurde, ziemlich häufig angetroffen werden, woraus natürlich folgt, daß der Organismus sich ziemlich lange hindurch in diesem Zustande befindet.

Die Befähigung zur Bildung geschlechtlicher Elemente ist bei allen Myxosporidien sehr stark ausgebildet und durchaus nicht an deren Größe oder irgendwelche andere morphologische Eigenschaften gebunden; der Eintritt der Sporenbildung wird durch gewisse, uns bis jetzt noch unbekannte Faktoren nach einer Periode ungeschlechtlicher vegetativer Fortpflanzung hervorgerufen, wobei die Dauer dieser letzteren nicht einmal bei ein und derselben Art von Myxosporidie die gleiche ist.

Was die Größe der Macro- und Microgametocyten betrifft, so treffen wir hier so beträchtliche Schwankungen, daß es in der Tat nicht möglich ist, hierfür irgendeine Regel aufzustellen: bei ein und derselben Art, wie *Ceratomyxa drepanopsettae*, können die Gametocyten entweder von ganz gleicher Größe sein oder der Unterschied in ihren Dimensionen ist kaum festzustellen und kann durch zufällige Ursachen erklärt werden, oder aber endlich die Macrogameto-

cyten sind von viel bedeutenderer Größe als die Microgametocyten; der letztgenannte Fall gelangt am häufigsten zur Beobachtung.

Einige Zeit nach erfolgter Absonderung der Gametocyten teilen sich diese letzteren ein jedes in zwei Teile, wobei diese Teilungen gewöhnlich nicht zu gleicher Zeit vor sich gehen, sondern die Teilung der Macrogametocyten etwas später eintritt (Taf. VII Fig. 8). Während demnach das Microgametocyt sich bereits in zwei Zellen geteilt hat, fährt das Macrogametocyt fort zu wachsen, nimmt an Umfang zu und teilt sich erst hierauf in zwei Teile von beträchtlich größeren Dimensionen als die vorher aus den Microgametocyten gebildeten Microgameten (Taf. VII Fig. 9).

Innerhalb des Amöboids von *Ceratomyxa* entstehen demnach vier Zellen oder Anisogameten von ungleicher Größe. Wir haben das volle Recht, diese Zellen als Gameten anzusehen, indem dieselben späterhin in der Tat paarweise miteinander copulieren, wie dies weiter unten beschrieben werden wird. Natürlich teilen sich die Kerne der Gametocyten noch vor der Bildung der Anisogameten auf caryokinetischem Wege ein jeder in zwei Teile.

Die Dimensionen der Anisogameten schwanken, gleich denen der Gametocyten, innerhalb ganz beträchtlicher Grenzen und zwar nicht nur, was das Verhältnis der Macrogameten zu den Microgameten betrifft, sondern auch in bezug auf gleichartige Gameten verschiedener Exemplare von *Ceratomyxa*; diese Erscheinung steht ohne allen Zweifel in unmittelbarem Zusammenhang mit der Größe des Mutterorganismus sowie mit der Dauer der vegetativen Periode im Leben dieses letzteren.

Um diese Zeit kann man in dem Protoplasma der Gameten das Auftreten besonderer Anhäufungen von Chromatin beobachten, und zwar geschieht dies meist in Gestalt kugelförmiger Gebilde (Taf. VII Fig. 10, 11). Auf welche Weise dieses Chromatin aus den Kernen der Gameten ausgeschieden wird, bleibt für mich einstweilen unaufgeklärt. Es will mir scheinen, als könne man in der Bildung dieser Chromatinkugeln einen der Reduktion des Chromatins vor der Befruchtung sehr analogen Prozeß erblicken, indem wir es in diesem Falle bei den Myxosporidien wahrscheinlich mit einer quantitativen Verringerung der Chromatinmenge zu tun haben, welche zur Unterhaltung des Gleichgewichts zwischen der Kernsubstanz und dem Protoplasma nach der Copulation der Gameten erforderlich wird. Allein es ist auch noch eine andere Deutung dieses Prozesses nicht ausgeschlossen, welche meiner Ansicht nach sogar noch mehr Wahrscheinlichkeit in sich birgt, und zwar diejenige Deutung, wonach

auf diesem Wege der Überrest des vegetativen, bei der nachfolgenden Caryokinese durchaus überflüssigen und vielleicht sogar schädlichen vegetativen Chromatins aus den Kernen entfernt wird.

In dem somatischen Teile der Amöboide von *Ceratomyxa drepanopsettae* kann man während der Sporenbildung und selbst nach völliger Beendigung der Entwicklung der Sporen, sehr häufig zwei bis drei, ja selbst vier ziemlich große, unregelmäßig gestaltete kompakte Chromatinkörnchen beobachten, welche sich mit verschiedenen Kernfarben intensiv färben lassen; durch Vergleichung verschiedener Präparate läßt sich außerdem noch die Tatsache feststellen, daß diese Körperchen allmählich zerfallen und endlich, früher oder später, gänzlich verschwinden, indem sie sich gleichsam in dem sie umgebenden Protoplasma auflösen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Körnchen die soeben beschriebenen Chromatingebilde repräsentieren, welche aus dem Körper der Gameten vor deren Copulation ausgestoßen werden und sodann in das Protoplasma der Myxosporidienamöboiden geraten.

Die in dem Körper des Mutterorganismus zur Bildung gelangten Anisogameten von *Ceratomyxa drepanopsettae* legen sich, während sie ihre Reife erlangen, paarweise aneinander, d. h. je ein Macrogamet an einen Microgameten, worauf dann erst eine Verschmelzung, und zwar zuerst des Protoplasmas und darauf auch ihrer Kerne stattfindet.

Den genannten Prozeß der Anisogametencopulation habe ich nie an ein und demselben Exemplare beobachten können, indem ich es in den meisten Fällen mit fixiertem Materiale zu tun hatte; doch habe ich eine Reihe der hauptsächlichsten Stadien der Verschmelzung beobachten können, und zwar Gameten, welche eben erst zu conjugieren begonnen und sich nur aneinandergelegt hatten (Taf. VII Fig. 12), ferner einzelne Zellen, d. h. Zygoten, mit zwei Kernen (Taf. VII Fig. 13) und endlich dieselben zwei Zygoten, aber mit bereits miteinander verschmolzenen Kernen (Taf. VII Fig. 14).

Im ganzen werden in dem Protoplasma des Amöboids von *Ceratomyxa* (und ebenso auch von *Myxidium*) zwei Zygoten gebildet, von welchen sich eine jede ganz selbständig zu einer Spore entwickelt; bei diesen zweisporigen Myxosporidien kommt es demnach gar nicht zur Bildung eines Pansporoblasten, wie dies bisher für die Myxosporidien beschrieben worden ist, sondern wir finden in denselben einfach zwei einzelne Sporoblasten (in Gestalt von Zygoten).

Das Fehlen eines gemeinsamen Keimes beider Sporen (des Pansporoblasts) bei *Ceratomyxa drepanopsettae* braucht natürlich nicht als irgendeine anormale Abweichung von dem regulären Verlaufe der

Prozesse bei der Sporenbildung der Myxosporidien angesehen zu werden; meiner Ansicht nach hat diese Erscheinung einen primären Charakter und bildet dabei jenen Ausgangspunkt, von welchem ausgehend wir einerseits den phylogenetischen Zusammenhang zwischen den Myxosporidia und den übrigen Protozoa nachweisen, andererseits aber die Sporenbildung bei den höher organisierten und gleichzeitig phylogenetisch jüngeren vielsporigen Myxosporidien verstehen lernen können.

Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß wir es bei *Ceratomyxa* aus der Gallenblase von *Drepanopsetta platessoides* mit der sogenannten Autogamie oder Copulation der von einem gemeinsamen mütterlichen Kerne abstammenden generativen Kerne zu tun haben; im gegebenen Falle steht die Autogamie mit der Bildung besonderer gleichsam geschlechtlicher Elemente im Zusammenhang und tritt daher, nach der Terminologie von Prowazek (1901) in der Gestalt von Pädogamie auf.

Nach den Beobachtungen von Schröder über die Sporenbildung bei *Sphaeromyxa sabrazesi* (1907a, 1907b, Seite 363 u. f.) erfolgt hier bei der Bildung des Pansporoblasts nicht etwa sofort die Verschmelzung zweier sowohl durch ihre Größe als auch durch andere morphologische Merkmale voneinander verschiedene Kerne, sondern es ist nur eine paarweise Annäherung dieser Kerne aneinander zu bemerken; hierauf entsteht durch Absonderung des Protoplasmas in der Umgebung eines derartigen Paares von Kernen ein Pansporoblast und in diesem geht die aufeinanderfolgende Teilung beider Kerne vor sich. Das Ergebnis einer solchen Teilung sind 14 einzelne Kerne. von welchen zwei die Restkerne des Pansporoblasts ergeben, während sich die zwölf übrigen gleichmäßig auf die in der Bildung begriffenen Sporoblasten verteilen; hierauf erfolgt in jeder der einen differenzierten Sporoblast darstellenden Sporen die Verschmelzung der beiden Kerne ihres Amöboids miteinander, wobei diese Kerne nach der Ansicht von Schröder von verschiedenen Kernen des Pansporoblasts abstammen.

Nach den Beobachtungen von Mercier (1906) zu urteilen, erinnert die Sporenbildung bei *Myxobolus pfeifferi* außerordentlich an die soeben geschilderten Vorgänge bei *Ceratomyxa drepanopsettae*, mit dem Unterschiede jedoch, daß Mercier, ebenso wie Schröder bei *Sphaeromyxa sabrazesi*, keine Verschmelzung der Kerne zweier an Größe verschiedener und miteinander copulierender Zellen beobachtet hat. Nach den Beobachtungen von Mercier haben wir es bei *M. pfeifferi* augenscheinlich ebenfalls mit einer Pädogamie zu tun, allein mit etwas anders verlaufender Caryogamie, indem die Kerne der Gameten dieser Myxosporidie in Chromatinkörner zerfallen,



welche in das Protoplasma gelangen, worauf aus ihnen die einzelnen Kerne der Sporoblasten hervorgehen.

Selbstverständlich habe ich nicht den geringsten Anlaß den Ergebnissen der Arbeiten von MERCIER und SCHRÖDER zu mißtrauen oder dieselben zu bezweifeln und glaube daher, daß der Unterschied in dem Verlaufe der Sporenbildung bei *Ceratomyxa* (sowie dem zweisporigen *Myxidium*), *Sphaeromyxa* und *Myxobolus* uns nur den Weg anweist, auf welchem diese so eigenartige Fortpflanzung bei den Myxosporidien entstanden ist und uns ferner einen gewissen Leitfaden in die Hand gibt, welcher andeutet, auf welchem Wege die Erklärung des Ursprungs der verschiedenen Formen des geschlechtlichen Prozesses bei den Protozoen überhaupt zu suchen ist.

Will man sich indessen den Ansichten SCHRÖDER's (1907 b, Seite 369 u. ff.) über die Sporenbildung bei den Myxosporidien anschließen, so wird man zugeben müssen, daß wir es auch bei *Ceratomyxa drepanopsettae* eigentlich nicht mit einer Autogamie zu tun haben, sondern mit einer eigenartig abgeänderten Form der Copulation zweier einzelner Amöboide, deren Kerne erst späterhin, lange nach Eintritt ihrer Plasmogamie, und zwar direkt bei der Bildung der Sporoblasten, miteinander verschmelzen.

Meiner Ansicht nach können wir einstweilen die Richtigkeit der theoretischen Vorstellungen von SCHRÖDER noch nicht anerkennen, und zwar aus folgenden Gründen: erstens besitzen wir keinerlei Hinweise auf das Vorhandensein einer Copulation oder Conjugation bei den Amöboiden der Myxosporidien vor dem Stadium der Sporenbildung, und zweitens spricht der gesamte Verlauf der Sporenbildung bei *Ceratomyxa* und das Vorhandensein sowohl einer Autogamie wie auch einer Pädogamie bei verschiedenen Protozoen [1]) in ganz bestimmter Weise dafür, daß bei den Myxosporidien in der Tat eine Caryogamie der Kerne desselben Individuums ohne irgend welche vorhergehende temporäre oder beständige Verschmelzung beider Individuen vor sich geht.

Nach der Copulation der Macro- und Microgameten und der Caryogamie ihrer Kerne erfolgt die Teilung der dabei entstandenen Zygoten-Sporoblasten und deren Verwandlung in die Sporen.

---

[1]) Z. B. bei *Bacillus bütschlii* (SCHAUDINN 1902), *Entamoeba coli* (SCHAUDINN 1903), *E. muris* (WENYON 1907), *E. ranarum* und einigen freilebenden Amöben aus der Gruppe *Limax* (HARTMANN 1907), *Actinosphaerium eichhorni* (R. HERTWIG 1899), *Bodo lacertae*, *Trichomastix lacertae* (PROWAZEK 1904), *Plasmodiophora brassicae* (PROWAZEK 1905), *Basidiobolus lacertae* (LOEWENTHAL 1903), den *Mycetozoa* (KRÄNZLIN 1907), *Sphaeractinomyxon stolci* (CAULLERY et MESNIL 1905).



Der gesamte Verlauf dieses Prozesses bei *Ceratomyxa drepanopsettae* unterscheidet sich in beträchtlicher Weise von dem, was wir bis jetzt bei den übrigen Myxosporidien bezüglich dieser Vorgänge gekannt haben, indem die Spore dieser Art aus mehreren einzelnen Zellen gebildet wird, welche anfänglich sehr häufig ziemlich weit voneinander entfernt liegen und sich erst später miteinander vereinigen, um einen gemeinsamen mehrzelligen Keim der Spore hervorzubringen.

Vor allem muß ich hier etwas näher auf die eigenartige Struktur desjenigen Kernes eingehen, welcher den Kern der Zygote darstellt. Was dessen Kernhülle betrifft, so vermissen wir hier gegen Erwarten eine doppelkonturierte plasmatische Bildung von eigenartiger Struktur, wie sie in den Kernen vieler anderer Protozoen angetroffen wird; der nicht pathologisch veränderte Kern von *Ceratomyxa* wird natürlich stets von dem ihn umgebenden Protoplasma abgegrenzt sein, allein diese Abgrenzung besteht, soviel ich bemerken konnte, durchaus nicht in einer speziellen differenzierten Schicht, sondern nur in der äußeren Wand des achromatischen Kerngerüstes, in welcher eine beträchtliche Menge von Chromatintröpfchen eingebettet liegt.

An einem der Kernpole bemerken wir eine ziemlich starke Chromatinanhäufung von halbmondförmiger Gestalt, welche selbstverständlich nur mit dem sogenannten Innenkörper oder mit dem Caryosom verglichen werden kann.

Was die Struktur dieses Körpers betrifft, so besteht derselbe, wie dies aus dem Studium von Schnitten hervorgeht und auch auf Grund theoretischer Mutmaßungen zu erwarten war, aus zwei Substanzen: aus gut färbbarem Chromatin und aus Farbstoffe schwächer aufnehmendem Plastin. Entsprechend der von mir schon früher ausgesprochenen Auffassung (1906, S. 73), halte ich das Plastin auch in diesem Falle für eine Substanz, welche die Anordnung und Struktur des Chromatins bedingt und überhaupt eine kinetische, leitende Rolle in allen jenen Umwandlungen spielt, welche der Kern im Verlaufe seines ganzen Lebens zu erleiden hat. Der übrige Teil des Kernes ist von einem weitmaschigen Netz (oder, richtiger gesagt, Schaum) von achromatischer Substanz — dem Linin — eingenommen, dessen Waben mit dem sogenannten Kernsaft angefüllt sind. An den Stellen, wo sich diese Waben berühren, liegen Anhäufungen von Chromatin, welche eine unregelmäßig abgerundete Gestalt besitzen. Die Kerne der Gametocyten und der Gameten von *Ceratomyxa drepanopsettae* besitzen, gleich den Kernen der den Keim der Spore darstellenden Zellen, einen Bau, welcher durchaus an die soeben geschilderte Struktur des Kernes der Zygoten erinnert.

Meiner Ansicht nach kommt dem Chromatin des intranucleären Körpers im Leben der Zelle eine etwas andere funktionelle Bedeutung zu, als dem im Kerngerüste selbst angeordnet liegenden Chromatin.

Im allgemeinen erinnert die Struktur der Kerne bei *Ceratomyxa* meiner Ansicht nach an die sogenannten siegelringförmigen Kerne einiger anderer Myxosporidien, wie z. B. von *Lentospora cerebralis* (PLEHN 1904, S. 152), welche natürlich denselben Bau besitzen, welcher jedoch infolge der äußerst geringen Größe dieser Kerne nicht in allen Einzelheiten zu erkennen ist.

Die Teilung der Kerne verläuft bei *Ceratomyxa* auf den verschiedenen Stadien der Sporenbildung im allgemeinen in gleicher Weise. Vor allem teilt sich der Innenkörper in zwei Teile und ordnet sich samt dem in ihm enthaltenen Chromatin an den gegenüberliegenden Polen des Kernes an, welcher sich selbst langsam in der Richtung der diese beiden Pole verbindenden Achse in die Länge streckt. Natürlich bleiben noch viele Einzelheiten in dem Verlaufe dieses Vorganges unaufgeklärt, und zwar sowohl wegen der geringen Zahl der einzelnen von mir beobachteten Stadien, wie auch infolge der Unmöglichkeit, die ganze Teilung in vivo zu verfolgen; doch liegt jedenfalls nicht der geringste Grund vor, an der kinetischen Rolle des Caryosoms bei der Kernteilung zu zweifeln. Ein jeder intranucleäre Körper kann demnach, indem er die Rolle eines kinetischen Centrums übernimmt, mit dem sogenannten Blepharoplast der Trypanosome verglichen werden. Eine solche Vergleichung mit dem Blepharoplast kann meiner Ansicht nach auch noch etwas weiter ausgedehnt werden, als bis zu der Deutung des Caryosoms als kinetisches Centrum; denn bei den Macrogameten von *Ceratomyxa drepanopsettae* ist das Verhältnis zwischen dem Umfange des Caryosoms und demjenigen des ganzen Kernes kleiner als das Verhältnis zwischen dem Umfange der gleichen Bildungen bei den Microgameten dieser Myxosporidie, welche mit den Macrogameten copulieren, um den Keim der Spore oder den Sporoblast hervorgehen zu lassen. Wir finden demnach auch hier eine gewisse Andeutung auf einen doppelten Dualismus der Kernsubstanz der Myxosporidie, welcher uns an den Dualismus der Kernsubstanz der Trypanosomen erinnert, wie er von SCHAUDINN (1905) in so glänzender und anschaulicher Weise geschildert worden ist.

Zu der Zeit, wo der intranucleäre Körper bereits nach den Polen des Kernes auseinander getreten ist, ordnet sich das übrige, nicht in dem Caryosom enthalten gewesene Chromatin, in der Äquatorialregion des Kernes an und differenziert sich allmählich zu mehreren

Chromosomen, während gleichzeitig die um diese Zeit entstehenden, von einem Pole zum anderen — oder genauer gesprochen, von einem der neugebildeten Kinetocentren zum anderen — verlaufenden achromatischen Fäden deutlich hervortreten.

Es ist mir nicht gelungen die Zahl der Chromosome genau festzustellen, doch scheint dieselbe nicht beständig zu sein und zwischen 8 und 12, vielleicht aber noch einer größeren Anzahl von Chromosomen zu schwanken (Taf. VII Fig. 15, 17).

Im gegebenen Falle haben wir es mit einer gewissen Verschiedenheit in der Rolle und der Anordnung des Chromatins im Caryosom und des Chromatins in dem achromatischen Kerngerüst zu tun; das erstere tritt zusammen mit dem Plastin nach den Kernpolen zu auseinander, das zweite wird zur Bildung der Chromosome verwendet. Gerade hierdurch wird, wie mir scheint, meine Auffassung von der doppelten Rolle des Chromatins bestätigt und darauf hingewiesen, daß wir es in dem Chromatin mit einer komplizierten Gruppe von Substanzen zu tun haben, denen eine durchaus verschiedenartige Bedeutung für das Leben der Zelle zukommt. Eine ähnliche, wenn auch nicht ganz übereinstimmende Verschiedenheit in dem Chromatin des Kernes wurde unter anderem auch durch Prowazek bei der vegetativen Teilung der Kerne von *Plasmodiophora brassicae* (1905) und von Doflein in dem sich teilenden Kerne von *Amoeba vespertilio* (1907, S. 279) beobachtet.

Indem ich die Teilung der Kerne in den nach der Zwei-Teilung der Zygoten-Sporoblasten entstandenen Zellen beobachtete, habe ich mehrere Male in diesen Kernen viel kleinere Anhäufungen von Chromatin anstatt der Kinetocentren angetroffen, als dies für gewöhnlich der Fall ist; ferner habe ich auf Stadien, welche der Bildung der Spindel und der Äquatorialplatte vorangingen, bisweilen, aber allerdings nur sehr selten, Chromatin beobachtet, welches in Gestalt gekrümmter Fäden von verschiedener Länge im Kerne angeordnet war (Taf. VIII Fig. 19); dabei gelang es mir nicht, in solchen Kernen einen echten intranucleären Körper zu entdecken, sondern es waren nur ein oder zwei kleine kugelförmige Chromatinanhäufungen an irgend einer Stelle zu sehen, welche ohne Zweifel wirklichen, ihres Chromatins zum Teil verlustig gegangenen intranucleären Körpern gleichzustellen sind, deren Ähnlichkeit mit dem intranucleären Centrosom in dieser Gestalt noch mehr hervortritt.

Hierzu muß bemerkt werden, daß die Fäden der in der sich teilenden Zelle auftretenden achromatischen Spindel niemals direkt in der Richtung der Meridiane von einem Pole zum anderen ver-

laufen, sondern stets mehr oder weniger tordiert erscheinen; diese Tordierungen sind dabei ziemlich deutlich ausgesprochen, sie wurden von mir viele Male beobachtet und können schon aus dem Grunde nicht durch eine mißlungene Fixierung des Objektes erklärt werden, weil der ganze Fadenkomplex in den verschiedenen Kernen stets sehr regelmäßig und in gleicher Weise tordiert ist (Taf. VII Fig. 5, 16, 17).

Ich wage es einstweilen nicht zu entscheiden, wodurch diese Tordierung zu erklären ist und kann nur darauf hinweisen, daß eine derartige Erscheinung auch von Doflein (1907) bei der Teilung des Kernes von *Amoeba vespertilio* beobachtet wurde (Taf. 19, Fig. 50, S. 276), wo die ganze Spindel des sich teilenden Kernes eine schwache Verdrehung erfährt, was aus den sich kreuzenden Fäden ersichtlich ist.

In dem Protoplasma, welches den Kern von *Ceratomyxa drepanopsettae* umgibt, sind während der Teilung keinerlei Veränderungen zu bemerken und der Kern selbst bleibt während des gesamten Verlaufes dieses Prozesses deutlich von den ihm anliegenden Protoplasmabezirken abgegrenzt.

Bei der Teilung des Kernes von *Myxidium* sp. aus der Gallenblase von *Cottus scorpius* habe ich unter anderem besondere Gebilde gefunden, wie ich sie bei *Ceratomyxa drepanopsettae* nie beobachtet habe, und welche mich wenigstens funktionell außerordentlich an das Centrosom der *Metazoa* erinnern. Und zwar tritt neben dem Kern eines sich zur Teilung anschickenden *Myxidium* ein kleines, kaum sichtbares Körperchen auf, welches sich in zwei Teile teilt und nach den entgegengesetzten Polen des Kernes auseinandertritt. Die Herkunft dieses Körperchens bleibt für mich unaufgeklärt, doch vermute ich, daß wir es in ihm mit einem aus dem Kerne ausgestoßenen, aus Plastin bestehenden Teile des Caryosoms zu tun haben. Eine ähnliche Bildung mit analoger Rolle bei der Teilung des Kernes haben auch Caullery und Mesnil bei der Teilung der Keimzellen der Sporen von *Sphaeractinomyxon stolci* beobachtet (1905, S. 286, Taf. 15, Fig. 21, 20).

Was die darauffolgende Teilung des Sporoplasten selbst betrifft, so haben wir es hier mit einem recht komplizierten und verwickelten Prozesse zu tun, in welchem man sich nur mit großer Mühe zurechtfinden kann, indem die Sache sich meistens durch ganz besondere Erscheinungen, noch komplizierter gestaltet, deren Auftreten meiner Ansicht nach das Ergebnis der vorangehenden äußerst intensiven vegetativen Vermehrung oder Agamogonie von *Ceratomyxa drepanopsettae* zuzuschreiben sind.

Vor allem will ich versuchen hier darzulegen, auf welchem Wege die gewöhnliche normale Spore gebildet wird, und dann erst zu jenen Fällen von irregulärer, pathologischer Sporenbildung übergehen, wie ich sie sehr häufig bei den Myxosporidien aus der Gallenblase von *Drepanopsetta* beobachtet habe.

In den meisten Fällen erfolgt die Umwandlung der beiden Sporoblasten in Sporen bei weitem nicht zu gleicher Zeit und man kann sehr häufig Amöboide von *Ceratomyxa* antreffen, in welchen neben einer fast vollständig entwickelten Spore der Keim der anderen Spore noch auf den ersten Stufen seiner Entwicklung zu sehen ist. Leider habe ich bis jetzt noch keine, auch nur halbwegs bestimmte Ursache ausfindig machen können, durch welche eine derartige Verspätung in der Entwicklung der einen Spore in ein und demselben Amöboid hervorgerufen werden könnte.

Die Komplexe von Zellen, welche bei der Bildung der Sporen aus den Sporoblasten eine gänzlich verschiedene Rolle spielen, unterscheiden sich durch ihre Dimension ganz beträchtlich voneinander, was durchaus dem Unterschiede in den Dimensionen sowohl der Myxosporidienamöboide als auch der Sporoblasten und Gametocyten entspricht.

Bisweilen stimmen diese Zellkomplexe, die Keime der zukünftigen Sporen, bei ein und demselben Exemplare von *Ceratomyxa* in ihrer Größe durchaus nicht miteinander überein.

Auch die in diesen Keimen enthaltenen Zellen unterscheiden sich gewöhnlich sowohl ihrer Größe nach, als auch durch ihre gegenseitige Anordnung im Protoplasma des Amöboids: dieser Umstand hat zur Folge, daß es häufig gelingt unter Berücksichtigung dieser Merkmale sofort die Bedeutung einer bestimmten Zelle bei der Bildung der Spore zu erkennen.

Indem jeder Sporoblast eine Zweiteilung erfährt, gibt er durch eine der dabei entstehenden Zellen dem Keim der eigentlichen Spore und ihrer Nesselkapsel, durch die andere Zelle — dem Keim der Hülle dieser selben Spore den Ursprung (Taf. VII Fig. 16). Hierbei kann man in den meisten Fällen die Tatsache konstatieren, daß die eine Zelle des in zwei Teile zerfallenen Sporoblasts viel größer ist als die andere. Die kleinere Zelle erfährt wiederum eine Zweiteilung und wir gelangen nun zu einem Stadium von drei Zellen, von denen die eine (noch nicht geteilte) Zelle von größeren Dimensionen ist, als die beiden anderen (Taf. VIII Fig. 5). Diese große Zelle ist es nun, welche meiner Ansicht nach den späterhin auf die Bildung der Sporenhülle verwendeten Keim darstellt.

Gewöhnlich trennt sich diese letztere Zelle (d. h. die Zelle der Hülle) von dem Keim der Spore selbst ab und liegt bei einigen Exemplaren von *Ceratomyxa drepanopsettae* ziemlich weit von den Zellen der eigentlichen Spore entfernt, irgendwo im Inneren des Protoplasmas des Amöboids.

Die zwei kleineren Zellen, die den Keim des eigentlichen Amöboids, sowie den Keim, aus welchem sich die sogenannten Polkapseln entwickeln, bilden, trennen sich gewöhnlich nicht voneinander ab, sondern bilden gleichsam ein Ganzes; doch sind auch hier immerhin Fälle möglich, wo diese Zellen sich voneinander loslösen und beide Keime im Verlaufe einer gewissen Zeit einzeln verweilen, und sich unabhängig voneinander entwickeln.

Indem hierauf die Zelle, welche den Keim des Amöboids der Spore darstellt, ein starkes Wachstum an den Tag legt, und gleichzeitig in ihrem Protoplasma freies Chromatin abgelagert wird, welches wie mir scheint einen obligatorischen Bestandteil aller Zellen von embryonalem Charakter bildet, erleidet der Kern dieser Zelle gleichzeitig eine Zweiteilung, während sie selbst eine langgestreckte spindelförmige Gestalt annimmt. Zu gleicher Zeit teilt sich die Zelle, welche die Anlage darstellt, aus der späterhin die Zellen der Polkapseln hervorgehen werden, in zwei Teile, wodurch der Grund für diese beiden letzteren gelegt wird.

Um diese Zeit ist der Keim der Hülle entweder durch eine, oder aber durch zwei Zellen repräsentiert, wobei letztere durch Teilung der einen Zelle entstanden sind.

Zu Beginn der Formierung der Sporen werden die Zellen der Polkörper nach dem breitesten Teile der spindelförmigen Zelle des Amöboids von *C. drepanopsettae* hin verlagert; gleichzeitig nähern sich auch die Zellen der Hülle diesem Keime und beginnen dabei denselben allseitig zu umwachsen, indem sie die eigentliche Spore von dem Protoplasma des somatischen Abschnittes der Myxosporidie abgrenzen (Taf. VIII Fig. 1, 2). Hierauf beginnt die definitive Bildung der Spore, d. h. die Entwicklung der Polkapseln in den betreffenden Zellen sowie die Formierung der Hülle, wobei diese beiden Prozesse von einer langsamen, allmählichen Degeneration sowohl des Protoplasmas als auch der Kerne der entsprechenden Zellen, begleitet werden.

Der von mir beobachtete Prozeß der Sporenbildung bei der *Ceratomyxa* aus der Gallenblase von *Drepanopsetta platessoides* unterscheidet sich in recht bedeutendem Maße von denjenigen Vorgängen, welche von Schröder für die Sporenbildung bei *Sphaeromyxa sabrazesi*

beschrieben wurden, und zeigt die meiste Ähnlichkeit mit den Ergebnissen der Arbeiten von Caullery und Mesnil (1905) über die Sporenbildung bei *Sphaeractinomyxon stolci*; und zwar sehen wir bei *Sphaeromyxa* gar keine einzelnen, für die Bildung der Keime verschiedener Bestandteile der im Entstehen begriffenen Spore verwendeten Zellen, während wir es bei *Sphaeractinomyxon* bereits mit einzelnen Zellen zu tun haben, aus welchen sowohl die Hülle der Spore mit ihren Polkapseln als auch das Keimgewebe entstehen, welch letzteres dem eigentlichen Amöboid der Spore von *Ceratomyxa* homolog ist.

Ein besonderes Interesse verdient die Sporenbildung der Myxosporidia meiner Ansicht nach aus dem Grunde, weil wir es hier mit eigentümlichen Erscheinungen im Cyclus ihrer Entwicklung zu tun haben, wie sie bisher bei den Protozoen fast ganz unbekannt waren; und zwar haben wir es mit einer nach der Befruchtung (d. h. nach der Copulation der Anisogameten) erfolgten Bildung eines mehrzelligen Keimes zu tun, dessen eine Komponenten die eigentlichen somatischen Zellen darstellen, die anderen dagegen in der Gestalt eines embryonalen Gewebes auftreten, welches dazu bereit ist, nach Verlauf einer gewissen Wachstumsperiode den gleichen Entwicklungscyclus von neuem zu wiederholen.

Die Bildung eines mehrzelligen Keimes innerhalb eines einzelligen Protozoons weist uns vor allem darauf hin, daß die Mehrzelligkeit überhaupt eine Erscheinung polyphyletischen Ursprunges sein kann; ferner ersehen wir hieraus, daß wir, indem wir gegenwärtig nach Übergangsformen zwischen den Pro- und Metazoa forschen (richtiger gesagt nach Formen, welche jenen Übergangsformen phylogenetisch mehr oder weniger nahe stehen, aus denen die alten Metazoa hervorgingen), und festzustellen suchen, auf welchem Wege die letzteren aus den ersteren entstanden sind, schwerlich festen Boden unter den Füßen fühlen können, indem durch die noch wenig erforschten Erscheinungen der Konvergenz die wahre Bedeutung der von uns beobachteten Tatsachen leicht verdunkelt werden kann.

Die Bildung eines mehrzelligen und dabei noch so hoch differenzierten Keimes, wie desjenigen von *Ceratomyxa drepanopsettae*, veranlaßt mich ferner noch, eine anfangs vielleicht allzu kühn erscheinende Vermutung auszusprechen, und zwar daß eine so große Kluft, wie sie für gewöhnlich zwischen den ein- und mehrzelligen Organismen, den Pro- und Metazoa, angenommen wird, in Wirklichkeit gar nicht vorhanden ist; ich glaube der Hoffnung Ausdruck

geben zu können, daß die von mir gefundenen Tatsachen nur die ersten, einstweilen noch sehr wenig zahlreichen Glieder jener langen Reihe darstellen, deren Auffindung und Studium uns noch bevorsteht.

Indem ich zu der detaillierten Besprechung der einzelnen Stadien in der Entwicklung der Sporen von *Ceratomyxa drepanopsettae* zurückkehre, möchte ich hier einige der typischsten Präparate ausführlicher beschreiben, welche es uns ermöglichen, neben dem Entwicklungsgang der Sporen auch einzelne individuelle Abweichungen in deren Entwicklungsgeschichte zu sehen.

So finden wir auf der Fig. 20 (Taf. VII) die zwei Anlagen der Amöboide zweier Sporen gleichzeitig mit den dazugehörigen nebeneinander liegenden Zellen der Polkörperchen, während die paarigen Zellen der Hüllenanlagen noch ganz getrennt von ihnen liegen. Auf dem nächstfolgenden Präparate (Taf. VII Fig. 21) sehen wir bereits, wie die Zellen der Hülle den Keim der Spore umwachsen haben, wobei die Zellen der Polkapseln sich an den entsprechenden Stellen unter der Hülle anordnen und in ihrem Innern bereits Vacuolen aufgetreten sind, aus denen sich späterhin die spiralig aufgerollten Fäden der betreffenden Kapseln entwickeln. Gehen wir zu früheren, vorhergehenden Stadien über, so unterscheiden wir, wie dies aus der Fig. 22 (Taf. VII) zu ersehen ist, die ganz vereinzelt liegenden Hüllzellen und die Zellen der Amöboide sowie diejenigen der Nesselkapseln. Eine derartige Anordnung aller dieser Elemente kann man indessen nicht für das völlig typische und normale Verhalten ansehen; ich habe dieselben nur äußerst selten angetroffen, während für gewöhnlich ein viel innigerer Zusammenhang zwischen den Zellen des Amöboids der Spore und dem Keim ihrer Polzellen besteht.

Um sich davon überzeugen zu können, daß die Sporen ein und desselben Amöboids sich zu verschiedenen Zeiten entwickeln, wird man das auf der Fig. 23 (Taf. VII) abgebildete Exemplar einer *Ceratomyxa* näher studieren müssen, wo wir neben einem typischen, in der Ausbildung begriffenen spindelförmigen Keime einer Spore auch noch einen Komplex von Zellen sehen, von denen zwei die Zellen der Hülle der betreffenden Spore darstellen, die übrigen dagegen den noch unentwickelten Keim der anderen Spore. In dem Protoplasma des Amöboids der ersten Spore sind schon die Vacuolen aufgetreten, in welche späterhin die Zellen ihrer Polkapseln hineinwachsen werden. Von den drei Zellen der anderen Spore bildet die eine den Keim ihres Amöboids, die andere dagegen den Keim der Zellen der Polkapseln, die dritte endlich den Keim der Hülle.

Die Zellen der Hülle der ersten Spore sind fast gar nicht von den Zellen des Keimes der anderen Spore zu unterscheiden, woher man in vorliegendem Falle nur annähernd, und zwar auf Grund der gegenseitigen Anordnung dieser Zellen, über die Bedeutung der einen oder der anderen Zelle bei der Entwicklung der Spore erteilen kann.

Bisweilen verläuft die Entwicklung der Sporen so ungleichmäßig, daß der Keim der einen von ihnen schon die typische spindelförmige Gestalt angenommen hat, während die andere Spore immer noch durch nur eine einzige Zelle des Sporoblasts dargestellt wird, welche entweder neben dem Zellenpaar der Hülle der ersten Spore (Fig. 24 Taf. VII), oder neben einer der in Teilung befindlichen Zellen der Hülle liegt (Taf. VII Fig. 25).

In gewissen Fällen wachsen die Zellen der Hülle bis zu verhältnismäßig ungeheuren Dimensionen an, wobei diese Wucherung, wenigstens zeitweilig, in sehr unregelmäßiger Weise vor sich geht: die Wucherung erstreckt sich nämlich hauptsächlich auf nur eine der paarigen Zellen des Hüllenkeimes, wie dies aus Fig. 26 (Taf. VII) sehr deutlich zu ersehen ist. Höchstwahrscheinlich haben wir es hier mit einer gewissen Abweichung von dem normalen Verlaufe der Sporenbildung zu tun, doch kann ich mir die Ursache dieser Abweichungen einstweilen noch nicht ganz klar machen.

Nichtsdestoweniger werden wir in derartigen Abweichungen von der Norm gleichzeitig auch Hinweise auf den regelmäßigen Verlauf der Sporenentwicklung suchen können; in der Tat erreichen die Zellen der Hülle in den meisten Fällen beträchtliche Dimensionen, was sich theoretisch leicht erklären läßt, wenn man die Rolle dieser Zellen im Leben der Spore in Betracht zieht: die Aufgabe dieser Zellen ist es ja die Spore von außen ganz zu umhüllen, d. h. sie müssen in einer solchen Weise heranwachsen, daß ihre Oberfläche im Verhältnis zu ihrer Masse ungeheure Dimensionen annimmt. Es will mir scheinen, als ob auch in dem soeben beschriebenen und in der Fig. 26 abgebildeten Falle das ganze Mißverhältnis zwischen den Dimensionen der Zellen des Amöboids der Spore und den Zellen ihrer Hülle ausschließlich nur infolge einer gewissen Verspätung in dem Prozesse der endgültigen Ausbildung der Spore in die Augen fällt: die Zellen der Hülle haben eine Wucherung erfahren, ohne das Amöboid zu umhüllen, während sie eigentlich längs der Oberfläche dieses letzteren hätten wuchern sollen. Ob trotz einer solchen Verspätung dennoch eine normale Entwicklung der Sporen statthaben kann, bleibt unbekannt, doch scheint mir eine solche vollkommen möglich.

Einen recht häufigen und oft zu beobachtenden Typus der sich entwickelnden Spore stellt das Stadium dar, wo neben der meist schon zweikernigen Zelle des Amöboids und den ihr anliegenden Zellen der Polkapseln noch eine große Zelle der Hülle liegt; um diese Zeit beginnen sich um den Keim der eigentlichen Spore herum Vacuolen zu bilden, in welche späterhin denn auch Fortsätze der geteilten Hüllenzelle hereinwachsen. Dieses Stadium wird bei der normal verlaufenden Sporenbildung recht häufig angetroffen; nicht selten kann man die eine und die andere Spore auf ein und demselben Entwicklungsstadium antreffen, welcher Umstand ganz besonders zugunsten des normalen Verhaltens eines solchen Entwicklungsganges spricht (Taf. VII Fig. 27 und Taf. VIII Fig. 14).

In einigen Fällen sehen wir vier annähernd gleich große Zellen in jeder Anlage der Spore, von denen die eine natürlich die Zelle des Amöboids darstellt, zwei andere dagegen die Zellen der Kapseln bilden, während eine vierte Zelle als Keim der Hülle dient. Bisweilen habe ich in solchen vier Zellen zwei davon mit in der Teilung befindlichen Kernen beobachten können, was zugunsten der gemachten Annahme von der Bedeutung aller dieser Zellen bei der Entwicklung der Spore spricht. In einem Falle habe ich in solchen sich teilenden Zellen Fäden gesehen, welche die beiden gegenüberliegenden, die Rolle von kinetischen Centren spielenden Caryosome miteinander verbanden (Taf. VII Fig. 28).

Noch bevor die Zellen der Hülle ihre definitive Größe erreichen und den Keim der eigentlichen Spore zu umwachsen beginnen, verliert ihr Protoplasma allmählich seine Chromatineinschlüsse und färbt sich infolgedessen viel schwächer als das Protoplasma des Amöboids der Spore (Taf. VII Fig. 29); späterhin kann man dieselbe Erscheinung auch in dem Protoplasma der Zellen der Polkapseln beobachten, so daß diese Unterschiede in der Empfänglichkeit den Farbstoffen gegenüber als ein recht gutes Merkmal für die Beurteilung der Rolle dienen können, welche diesen Zellen bei der Sporenbildung zukommt.

Das Chromatin ist im gegebenen Falle meiner Auffassung nach gleichsam als eine Nährsubstanz aufzufassen, welche von der Zelle während ihres Wachstumes aufgebracht wird; ebenso wird das Chromatin, da das Amöboid bei der Sporenbildung als eine ruhende Zelle anzusehen ist, in dessen Protoplasma während des Prozesses der eigentlichen Sporenbildung nicht aufgebraucht und verschwindet daher auch nicht. Der allmähliche Übertritt des nucleären Chromatins in das Protoplasma der Zellen und die darauffolgende Assimi-

lierung desselben durch die Zelle, kann im gegebenen Falle meiner Ansicht nach zum Teil mit der Bildung gewisser Pigmente verglichen werden, welche ebenfalls nucleären Ursprunges sein können (vgl. Prowazek, 1907, S. 863) und ebenfalls durch die Zelle assimiliert werden können.

Die Hülle der Spore stellt das Produkt der Lebenstätigkeit zweier einzelner Zellen dar, aus welchem Grunde sie denn auch aus zwei einzelnen Hälften besteht, welche gleichsam nach Art der Diatomeenschalen ineinander geschoben erscheinen. Eine derartige Bildung der Sporenhüllen ist nicht nur von mir (1907) und gleichzeitig von Schröder (1907a, 1907b), sondern auch noch vor dem Erscheinen unserer Arbeiten von Léger (1906a, b) und von Léger und Hesse (1906) bei *Chloromyxum*, *Myxidium*, *Myxobolus* und *Henneguya* beschrieben worden. Leider sind die kurzen Aufsätze der letztgenannten Autoren sowohl Schröder als auch mir unbekannt gewesen, als wir unsere vorläufigen Mitteilungen verfaßten.

Meine Beobachtungen über die Bildung der Sporoblasten bei *Ceratomyxa drepanopsettae* ohne vorhergehende Entstehung eines gemeinsamen Pansporoblasten werden durch die Untersuchungen von Léger über die Sporenbildung bei *Chloromyxum? cristatum* (1906b) natürlich bestätigt, bei welch letzterer Form im Protoplasma gewöhnlich nur eine einzige Spore gebildet wird, und zwar zweifellos direkt aus dem Sporoblaste.

Die Kerne der Hüllenzellen nehmen mit der fortschreitenden Zunahme dieser letzteren an Größe allmählich ebenfalls an Umfang zu; dabei verlieren ihre wandständigen Caryosome nach und nach ihr Chromatin und erscheinen schließlich zu der Zeit, wo die Spore definitiv ausgebildet ist, stark angeschwollen, mit einem spärlichen Netz von achromatischer Substanz und einer geringen Menge von Chromatintröpfchen.

Die Spore von *Ceratomyxa drepanopsettae* ist derartig eingerichtet, daß sie außer ihrem centralen Teile, in welchem sich das zweikernige Amöboid befindet, noch mit Fortsätzen an ihren Rändern versehen ist, deren Höhlungen meistens nicht mit der das erwähnte Amöboid enthaltenden Höhle kommunizieren.

Die Sporenhülle erhält die gleiche Gestalt, welche ihre Zellen annehmen; die Höhlen der seitlichen Fortsätze der Spore sind nichts anderes als Hohlräume, welche sich bei der Zerstörung des Protoplasmas der Hüllenzellen bilden (Taf. VII Fig. 30, 31, 32).

Anfangs ist das Protoplasma der Hüllenzellen stark vacuolisiert (Taf. VIII Fig. 16), und wird späterhin, bei dem Heranreifen der Sporen, zusammen mit den Kernen dieser Zellen definitiv zerstört.

Die Hülle der Spore stellt, wie ich dies schon früher (1907) nachgewiesen habe, das Produkt der unmittelbaren Tätigkeit des Kernes ihrer Bildungszelle dar. Die von den Kernen der Hüllenzellen ausgeschiedene Substanz bildet eine Schicht feinster, mit gewissen Farbstoffen (Heidenhain'schem Hämatoxylin, Tionin, sowie nach der Methode von Giemsa) färbbarer Tröpfchen, welche allmählich nach der Oberfläche der erwähnten Zellen verlagert werden. Indem diese Tröpfchen miteinander verschmelzen, bilden sie denn auch schließlich die Hülle der Spore. Meiner Ansicht nach repräsentiert diese Hülle demnach eine differenzierte ectoplasmatische Schicht, in welcher Substanzen abgelagert werden, die ihrer chemischen Beschaffenheit nach den Lipoiden der Zellhüllen nahestehen und das Produkt von Differenzierungen des Chromatins in Gestalt von Lecithin, Cholestin u. a. m. darstellen; indem diese letzteren Substanzen sich chemisch und physikalisch noch weiter verändern, bilden sie dann die eigentliche, wahre Hülle der Spore.

Neben normalen Sporen finden wir bei *Ceratomyxa drepanopsettae* zeitweilig auch Sporen, welche aus drei Schalenklappen bestehen und dementsprechend auch drei Polkapseln und bald zwei, bald drei Kerne in der Zelle des Amöboids selbst besitzen (Taf. VIII Fig. 18). Solche Sporen bilden sich infolge wiederholter Teilung der Zellen der Hüllenanlagen und der Zellen der Polkapseln. Die Ursachen einer derartigen anormalen Erscheinung bleiben uns natürlich einstweilen ganz verborgen. Im allgemeinen sind Anomalien im Baue der Sporen, wie auch in deren Entwicklung recht häufig bei verschiedenen Myxosporiden anzutreffen, obgleich bis jetzt fast keiner der Autoren dem ausführlichen Studium dieser Frage die nötige Beachtung geschenkt hat. Auf das Vorhandensein von Sporen bei *Ceratomyxa*, welche den soeben beschriebenen ähnlich sind, hat unter anderen bereits Thélohan hingewiesen, welcher auch die Zeichnung einer solchen dreischaligen Spore mitgeteilt hat (1895, Taf. VIII Fig. 52, S. 290).

Es kann hier auch noch auf eine andere Anomalie bei der Bildung der Sporen von *Ceratomyxa drepanopsettae* hingewiesen werden. Und zwar habe ich in dem Amöboid dieser Myxosporidie bisweilen statt zweier Sporen deren drei, sowie drei vegetative Kerne beobachtet. Auf welche Weise drei Sporoblasten gebildet werden, habe ich nicht verfolgen können, allein ich vermute, daß dieselben

infolge einer wiederholten Teilung eines der ursprünglichen Kerne des bereits erwachsenen zweikernigen Amöboids von *Ceratomyxa* entstehen (Taf. VIII Fig. 3, 4).

Die Bildung der Polkapseln ist bis jetzt noch verhältnismäßig wenig erforscht worden und es war mir daran gelegen, diesen Prozeß möglichst eingehend zu studieren, um denselben mit dem Prozesse der Bildung gleicher oder ähnlicher Elemente bei den Metazoa, und zwar natürlich hauptsächlich bei den Coelenterata, vergleichen zu können.

Nach Bütschli (1881, S. 647) wird der Spiralfaden der Polkapsel außerhalb dieser letzteren angelegt und stülpt sich erst später in deren Inneres ein; Thélohan gibt nur an (1895, S. 280), daß die Kapsel in Gestalt einer Vacuole angelegt wird, in welche sich darauf eine protoplasmatische, sich später abschnürende Knospe einstülpt, und daß auf diese Weise die Anlage des Polkörperchens gebildet wird, in dessen Innern sich späterhin der spiralig aufgewundene Faden entwickelt.

Die Art und Weise selbst, wie dieser Faden sich entwickelt, hat Thélohan nicht feststellen können. Ebenso teilt auch Cohn keinerlei neue Angaben über die Entwicklung der Polkörperchen mit. Doflein, welcher unter anderem angibt, daß das Studium der Bildung der Polkapseln in den Sporen der Myxosporidien überhaupt recht viel Schwierigkeiten bereitet, beobachtete im Innern der noch nicht völlig ausgebildeten Kapseln von *Myxoproteus* Spuren eines spiralig aufgewundenen Fadens (1898, S. 310), woraus er schließt, daß der Faden direkt im Innern dieser Kapseln entsteht. Allein Doflein selbst bemerkt, daß die Zeit, wo der Spiralfaden in das Innere der Kapsel hereingestülpt wird, bei den verschiedenen Arten variieren kann, und daß demnach die soeben mitgeteilte Beobachtung der Auffassung von Bütschli von der Entstehungsweise der Polkapseln nicht zu widersprechen braucht.

Eine ganz eigenartige Beschreibung von der Bildung der Polkapseln und ihrer Faden findet sich bei Schröder (1907b, S. 367 bis 368); seinen Angaben nach werden erstere in Gestalt kleiner, schwach färbbarer Spindeln angelegt, um welche herum eine Vacuole auftritt. Allmählich nehmen diese Spindelchen an Größe zu und mit ihnen wächst gleichzeitig auch die sie umgebende Vacuole; hierauf beginnen diese Spindelchen sich innerhalb der Vacuole zu krümmen und nehmen schließlich die birnenförmige Gestalt der Polkörperchen an; um diese Zeit erscheinen innerhalb derselben tropfenförmige Einschlüsse, welche sich mit Hämatoxylin nicht färben lassen.

Was nun die eigentliche Bildung der spiralig aufgewundenen Fäden in den Kapseln betrifft, so macht SCHRÖDER hierüber keine weiteren Angaben, als daß sie in einer Einstülpung der Kapselwand selbst besteht.

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen vermute ich, daß die Bildung der Polkörperchen auf folgende Weise vor sich geht.

In den betreffenden Zellen des Keimes der Spore treten, unweit von deren Kernen, allmählich heranwachsende und an Umfang zunehmende Vacuolen auf, welche zuerst mit einer durchsichtigen, durch verschiedene Farbstoffe nicht färbbaren Flüssigkeit angefüllt sind. Bisweilen erhält man jedoch den Eindruck, als ob diese Vacuolen gleichsam im Kerne selbst der Polzellen entstehen (Taf. VIII Fig. 8) und erst später, unter gleichzeitiger beträchtlicher Zunahme ihres Umfanges, aus dem Kerne heraustreten, wobei sie denselben nach einer Seite seiner Wandung hin verdrängen oder ihn dabei bisweilen auch in zwei einzelne Teile zerreißen. Es ist indessen wohl möglich, daß die Vacuole in solchen Fällen nicht im Kerne selbst, sondern nur in einer Vertiefung des bogenförmig gekrümmten Kernes angelegt wird.

Gleichzeitig mit dem Wachstum der Vacuole erfolgt auch eine Degeneration des Kernes der Kapselzelle, welche bei *Ceratomyxa* einen verschiedenen Verlauf annehmen kann. Der Kern schwillt blasenförmig an, seine achromatischen Waben platzen eine nach der anderen und schließlich bleibt nur noch die äußere Kernschicht (die Hülle) mit Chromatineinschlüssen und das Kernkörperchen (Caryosom) bestehen. Hierauf beginnt auch dieses letztere sein Chromatin einzubüßen, welches, wie mir scheint, sich chemisch verändert, in das Protoplasma der Polzelle infiltriert wird und einer Substanz den Ursprung gibt, aus welcher dann der Faden der Polkörperchen hervorgeht. Bisweilen tritt, infolge starken Anschwellens des Kernes, in dessen Inneren eine geräumige Höhle auf, so daß derselbe die Gestalt eines Ringes annimmt (Taf. VIII Fig. 12, 13, 15, 20). Während des Verlaufes der soeben beschriebenen Vorgänge nimmt die Polzelle selbst eine birnförmige Gestalt an, und auf ihrer Oberfläche differenziert sich eine Schicht, welche die Rolle der Zellhülle übernimmt; in dieser Schicht wird genau ebenso, wie auch in der Hülle der Spore selbst, differenziertes Chromatin abgelagert, was ich durch einige Reaktionen mit Farbstoffen nachweisen konnte; so bemerken wir in der peripheren Schicht dieser Zellen bei der Färbung nach MALLORY, sowie nach der Methode von GIEMSA, Tropfen einer Substanz, welche ihrer Farbe nach durchaus den Chromatineinschlüssen des degenerierenden Kernes entspricht.

In einigen Fällen wird der ringförmige Kern zerrissen und wir erhalten dann gewissermaßen zwei Kerne, welche an der Basis der kapselbildenden Vacuole liegen.

Zu diesem Zeitpunkte tritt in den Vacuolen der Polkapseln eine mit Anilinfarben tingierbare Substanz auf, welche einigermaßen an jene von Thélohan beschriebene protoplasmatische Knospe erinnert (Taf. VIII Fig. 10); ihren chemischen Eigenschaften nach, ich schließe dies aus ihren Beziehungen den Farbstoffen gegenüber, unterscheidet sich diese Substanz jedoch ganz wesentlich vom Protoplasma. Bisweilen entsteht unfern vom Kern und der Vacuole irgendein Körperchen von mehr oder weniger regelmäßiger kugelförmiger Gestalt, welches späterhin wieder verschwindet; die Bedeutung und Bildungsweise dieses Körperchens bleiben für mich ganz unaufgeklärt (Taf. VIII Fig. 7). In der inneren, stark färbbaren Substanz der Vacuole des Polkörperchens, welches den Keim der Kapsel darstellt, tritt endlich die Anlage des zukünftigen spiralförmig gewundenen Fadens auf, und zwar in Gestalt einer einfachen Einstülpung der Kapselwand selbst, die sich ihrerseits aus der Wand der Vacuole herausgebildet hat. Die Kapselwand läßt sich, ebenso wie dies auch mit dem Chromatin des Kernes der Fall ist, mit Kernfarben stark färben, was mich zu der Annahme veranlaßt, daß an der Bildung der Kapsel Kernsubstanzen unmittelbaren Anteil nehmen.

Die Beobachtungen, welche ich über das erste Auftreten des Fadens innerhalb der Kapsel gemacht hatte, veranlaßten mich zu der Annahme, daß dieser Faden sich überhaupt stets auf diese Weise entwickelt (1907, S. 833); spätere Beobachtungen jedoch zwingen mich, die früher gezogenen Schlußfolgerungen einigermaßen zu modifizieren.

Es erweist sich, daß während der Differenzierung der Anlage des zukünftigen Fadens innerhalb der Kapsel die Hülle dieser Kapsel sich an einer Stelle leicht nach außen vorzustülpen beginnt und die zu dieser Zeit entstandene Anlage des Fadens in das Innere dieser Ausstülpung mit hereinzieht (Taf. VIII Fig. 11). Indessen erreicht diese Ausstülpung niemals größere Dimensionen, indem später an ihrem Gipfel wiederum gleichsam eine neue sekundäre Einstülpung nach dem Inneren der Kapsel aufzutreten beginnt.

Dasjenige Gebilde, welches durch die Ausstülpung der Kapselwand nach außen hervorgebracht wird, besitzt stets einen größeren Durchmesser, als der an seinem Gipfel entstehende und sich nach dessen Inneren einstülpende Faden; die erwähnte Ausstülpung kann demnach mit vollem Rechte mit dem sogenannten Achsenkörper

der Nesselorgane verschiedener Coelenterata verglichen werden (Möbius, 1866).

Indem der Faden der Kapsel, welcher wie gesagt stets einen viel kleineren Durchmesser besitzt als der Achsenkörper, allmählich heranwächst, ordnet sich derselbe innerhalb der Kapsel anfänglich ganz ohne bestimmte Ordnung, sodann aber in regelmäßigen Spiralreihen an, wobei er sich an die Wand der Kapsel legt.

Der Achsenkörper nimmt in völlig ausgebildeten Polkörperchen eine zentrale Lage ein und liegt genau in der Längsrichtung der Kapsel; der von dem Ende des Achsenkörpers beginnende, spiralig aufgewundene Faden dagegen liegt um den Achsenkörper herum angeordnet (Taf. VIII Fig. 21). Der Raum zwischen dem Achsenkörper und dem Faden wird von einer besonderen Masse ausgefüllt, welche sowohl unter der Einwirkung verschiedener Reagentien (so z. B. von Salpetersäure u. dgl., vgl. Thélohan, 1895, S. 265), als auch infolge dauernder Einwirkung von Wasser anschwillt; indem diese Masse aufquillt, schleudert sie den Faden der Kapsel nach außen.

In der Zeit, wo die Polkapsel ihre endgültige Ausbildung erreicht, bleibt von ihrem Protoplasma fast gar keine Spur mehr übrig, und man kann nur noch an gewissen Stellen der Kapselwand bisweilen Überreste des Kernes entdecken. Da die Kapsel eine beträchtliche Größe erreicht, so kommt sie fast mit der Hülle der Zelle, aus welcher sie hervorgegangen ist, in Berührung, indem sie einen bedeutenden Teil der Höhle dieser letzteren ausfüllt.

Obgleich es mir, infolge der unbedeutenden Größe des Objektes, nicht gelungen ist, die Bildung der Polkapseln in den Sporen von *Ceratomyxa drepanopsettae* in erschöpfender Vollständigkeit zu verfolgen, so erweist sich doch die Entwicklung dieser Kapseln nicht allein in ihren allgemeinen Zügen, sondern auch in allen Einzelheiten, als durchaus übereinstimmend mit der Entwicklung der Nesselorgane bei den Coelenterata (vgl. Iwantzoff, 1897).

Auf Grund der Erscheinung, daß wir es bei den Spongien mit Kragenzellen zu tun haben, welche an die Choanoflagellaten erinnern, sind einige Autoren bemüht gewesen, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Spongia und der erwähnten Ordnung der Flagellaten festzustellen. Eine solche Voraussetzung mag natürlich völlig berechtigt sein, doch erscheint es gleichzeitig durchaus nicht unwahrscheinlich, daß die Verwandtschaft zwischen den Spongien und den Choanoflagellaten nichts weiter ist, als das Produkt unserer Neigung zu theoretischen Konstruktionen, welche auf einseitiger Auffassung

des uns zu Gebote stehenden geringen faktischen Materials beruhen.

Wäre es wohl zulässig, irgendeiner verwandtschaftlichen Beziehung zwischen den Myxosporidia und den Coelenterata nachzuforschen, indem man von der völligen Übereinstimmung in der Struktur und Entwicklungsgeschichte der Polkapseln in den Sporen der ersteren und der Nesselkapseln der letzteren ausgeht?

Meiner Ansicht würden wir in einen großen und zugleich groben Irrtum verfallen, indem wir von einem derartigen Gesichtspunkte ausgehen. Wie in diesem, so wohl auch in vielen anderen Fällen haben wir es durchaus nicht mit Hinweisen auf verwandtschaftliche Verhältnisse von Formen, sondern nur mit Konvergenzerscheinungen zu tun; solche Erscheinungen haben wir ohne allen Zweifel auch in vielen anderen Fällen in Betracht zu ziehen, wo wir bemüht sind eine gewisse Aufeinanderfolge, sowie verwandtschaftliche Beziehungen in der Einrichtung aller möglichen Systeme von Organen bei Tieren verschiedener Ordnungen festzustellen.

Neben der regulären, normalen Sporenbildung bei *Ceratomyxa drepanopsettae*, wie sie soeben beschrieben wurde, habe ich bei dieser Myxosporidie auch noch äußerst eigenartige Erscheinungen beobachtet, welche innerhalb des protoplasmatischen Körpers ihrer erwachsenen Amöboide vor sich gehen. Ich zweifle nicht daran, daß wir es hier mit pathologischen, anormalen Vorgängen zu tun haben, welche mit dem Prozesse der Sporenbildung in unmittelbarem Zusammenhange stehen. Allerdings sind meine diesbezüglichen Beobachtungen nur sehr lückenhaft, da die allseitige Beleuchtung solcher komplizierter pathologischer Prozesse eine ganz spezielle, ausschließlich dieser Frage gewidmete Arbeit erfordert: doch will ich, im Hinblick auf ein gewisses theoretisches Interesse, welches solchen Beobachtungen zukommt, dieselben immerhin an dieser Stelle in möglichster Kürze mitteilen.

In einigen Gallenblasen von *Drepanopsetta platessoides*, welche von einer Unmenge von *Ceratomyxa* infiziert waren, habe ich sehr häufig Stadien der Sporenbildung gefunden, die durchaus nicht in das Schema der Sporenbildung hineinpaßten, wie ich es auf Grund der früher mitgeteilten Beobachtungen aufgestellt habe.

Und zwar habe ich, statt der normalen Bildung der Sporoblasten durch Copulation, in dem Protoplasma solcher Exemplare von *Ceratomyxa drepanopsettae* ziemlich beträchtliche Anhäufungen von Zellen verschiedener Größe gefunden (Taf. VIII Fig. 6). Die Zahl solcher Zellen erreicht bisweilen eine verhältnismäßig enorme Höhe, und in

einem derartigen Falle habe ich Anhäufungen von annähernd gegen 52 oder 53 Zellen in dem Protoplasma eines reifen Amöboids von *C. drepanopsettae* angetroffen. Wie ich auf Grund meiner Präparate annehmen kann, bilden sich diese Anhäufungen von Zellen nicht durch Teilung der Copulanten, d. h. nicht nach erfolgter Verschmelzung der Macro- und Microgameten, sondern durch das Zerfallen der Macro- wie der Microgametocyten in mehrere einzelne Stücke, welche indessen bisweilen doch paarweise miteinander copulieren, und auf diese Weise gleichsam zu weiterer Teilung fähige Zwerg-Sporoblasten bilden (Taf. VIII Fig. 7). Allein es ist hierbei zu bemerken, daß in allen solchen Fällen, nach dem von mir dahin geprüften Materiale zu urteilen, überhaupt keine abnormen oder doch wenigstens verkrüppelten Sporen gebildet werden. Es drängt sich naturgemäß die Frage auf, was denn nun eigentlich aus solchen abnormen Keimen von Sporen hervorgeht?

Es unterliegt keinem Zweifel, daß dieselben degenerieren, während die Amöboide der Myxosporidien, in welchen sie enthalten waren, zugrunde gehen.

Wodurch lassen sich nun derartige Unregelmäßigkeiten in dem Prozesse der Sporenbildung bei *Ceratomyxa* erklären? Ich vermute, daß dieselben durch senile Ausartung der Amöboide der Myxosporidien hervorgerufen werden, welche das Ergebnis der vorangehenden äußerst intensiven vegetativen Fortpflanzung dieser Protozoen sind; einen indirekten Beweis für diese Annahme bildet die besonders stark ausgesprochene Infektion der Gallenblasen von *Drepanopsetta* in allen solchen Fällen.

Es kann natürlich kaum einem Zweifel unterworfen werden, daß derartige Unregelmäßigkeiten in der Bildung der Sporen als das Ergebnis einer verstärkten, sozusagen unmäßigen vegetativen Fortpflanzung von *Ceratomyxa* anzusehen sind, bei welcher die gegenseitigen Beziehungen zwischen dem Protoplasma und dem Kern, wie sie in normalen Zellen bestehen und durch die Fortpflanzungsprozesse unterhalten werden, allmählich gestört werden (vgl. R. Hertwig, 1900, 1903, 1904).

Die Frage, ob auf diese pathologischen Prozesse bei der Sporenbildung der Myxosporidien die Ansicht Schaudinn's (1902a S. 408), angewendet werden kann, wonach als die Ursache solcher anormaler Prozesse ein phylogenetisches Moment anzusehen ist, d. h. die Rückkehr des Organismus zu einer phylogenetisch älteren Fortpflanzungsweise, — diese Frage muß unbeantwortet bleiben, bevor alle jene Anomalien im Verlaufe der Sporenbildung und deren Zusammenhang

mit der vegetativen Fortpflanzung der Myxosporidien in umfassenderer Weise untersucht worden sind.

Wie bereits erwähnt worden ist, habe ich die Sporenbildung, außer bei *Ceratomyxa drepanopsettae*, auch noch bei einigen anderen Myxosporidien aus der Gallen- und Harnblase verschiedener Seefische untersucht.

Leider war es mir wegen mangelnden Materiales nicht möglich meine Untersuchungen über die Sporenbildung bei allen diesen Formen bis zu Ende zu führen; ich muß mich daher hier darauf beschränken, auf jene allen Myxosporidien gemeinsamen Tatsachen hinzuweisen, welchen eine gewisse Bedeutung bei der Aufstellung eines natürlicheren Systemes dieser Protozoengruppe zukommen kann.

Im gegenwärtigen Augenblick ist die Systematik der Myxosporidien fast ausschließlich auf der Gestalt und Größe ihrer Sporen begründet, wobei das allgemeine Aussehen sowie einige andere Besonderheiten ihrer erwachsenen Amöboide nur in ganz geringem Maße in Betracht gezogen werden. Allein die Mangelhaftigkeit des gegenwärtig angenommenen Systems der Myxosporidien wird von den meisten Protistologen anerkannt, und ich muß mich mit den Worten von M. Plehn einverstanden erklären, welche schreibt: „die ganze Einteilung der Myxosporidien ist ja, wie von allen Spezialisten zugegeben wird, heute noch eine sehr provisorische“ (1904 S. 150).

Auf Grund meiner Beobachtungen an verschiedenen Myxosporidien können Größe und Gestalt ihrer Sporen fast gar nicht als genügend deutliche, bestimmte und charakteristische Merkmale angesehen werden. So habe ich z. B. in der Gallenblase einiger *Cottus scorpius* und *Sebastes marinus* Myxosporidien gefunden, welche zur Gattung *Myxidium* gehören, und deren Sporen von ganz übereinstimmender Gestalt und annähernd gleicher Größe sind; da wo einige Unterschiede in der Ausbildung der Sporen beider Arten von *Myxidium* vorliegen, sind dieselben so wenig deutlich ausgesprochen, daß es unmöglich erscheint, sie zu fassen und in bestimmter Weise zu formulieren. Vergleichen wir jedoch die erwachsenen Amöboide dieser beiden Myxosporidien, so finden wir einen beträchtlichen Unterschied zwischen beiden, namentlich in bezug auf die Gestaltung ihrer Pseudopodien: während das *Myxidium* aus der Gallenblase von *Sebastes marinus* nur eine einzige Pseudopodie von breiter, lappenförmiger Gestalt besitzt, welche an die Lobopodien einiger Amöben der Gruppe *Limax* erinnern, sehen wir bei dem *Myxidium* aus der Gallenblase von *Cottus scorpius* in den meisten Fällen mehrere (selten nur eine) Pseudopodien, welche alle das Aussehen langer und ziemlich dünner, an



die Filopodien gewisser Rhizopoden erinnernder Fäden besitzen. Wenden wir sodann unser Augenmerk auf die Sporogonie dieser beiden *Myxidium*-Arten, so werden wir, trotzdem dieser Prozeß bei ihnen nur sehr unvollständig bekannt ist, doch sofort so prägnante und in die Augen fallende Unterschiede finden, daß wir ohne weiteres die Unmöglichkeit einsehen werden, diese beiden Formen auf ein und dieselbe Spezies zu beziehen, was ganz gut hätte der Fall sein können, wenn uns nur die Gestalt und Größe ihrer Sporen bekannt gewesen wäre.

Bei *Myxidium sp.* aus der Gallenblase von *Cottus scorpius* verläuft die Sporogonie in ihren allgemeinen Zügen ganz genau in derselben Weise, wie bei *Ceratomyxa drepanopsettae*, während die Sporogonie bei *Myxidium sp.* aus der Gallenblase von *Sebastes marinus* augenscheinlich etwas an die Vorgänge während dieses Prozesses, erinnern, wie wir sie bei *Myxobolus pfeifferi* aus der vorläufigen Mitteilung von Mercier (1906 S. 427) kennen gelernt haben. In den Sporoblasten der betreffenden *Myxidium*-Art beobachten wir die eigenartige Bildung eines Chromidialnetzes, aus welchem späterhin sowohl die Kerne der Zellen des Sporenamöboids, als auch diejenigen der Hülle und der Polkapseln der Spore hervorgehen.

Die Größe der Sporen, welche bisweilen als recht wesentliches systematisches Merkmal angesehen wird, schwankt innerhalb bedeutender Grenzen, und zwar in Abhängigkeit von der Größe des Amöboids der Myxosporidie.

Unter den Sporen von *Myxidium sp.* aus der Gallenblase von *Cottus scorpius* habe ich stets, außer kleinen, gewöhnlichen Sporen von 0,010—0,015 mm, auch noch Sporen gefunden, welche zwei und sogar dreimal so groß waren (0,020—0,035). Indem ich die Struktur dieser letzteren Sporen genauer untersuchte, konnte ich mich davon überzeugen, daß die Amöboide der großen Sporen nicht zwei, sondern drei und am häufigsten sogar vier Kerne enthalten und gewissermaßen Doppelmißbildungen darstellen (Taf. VIII Fig. 17). Die Bildung derartiger von der Regel abweichender Sporen ist eine ziemlich gewöhnliche Erscheinung, wenigstens bei der betreffenden *Myxidium*-Art, indem dieselben meinen Beobachtungen nach 5—15 Proz. der Zahl der normalen, kleineren Sporen ausmachten.

Ein ähnlicher Unterschied in der Größe der Sporen verschiedener Myxosporidien wurde auch von verschiedenen anderen Autoren konstatiert; auf einen solchen haben unter anderen Plehn bei *Lentospora cerebralis* (1904 S. 151) und Joseph bei *Chloromyxum protei* (1907 S. 405) hingewiesen.

Ebensowenig können natürlich auch zweisporige Myxosporidien mit vielsporigen Myxosporidien in einer Gattung vereinigt werden, wie dies bis jetzt von seiten einiger Autoren (so z. B. von Labbé, 1899) geschehen ist, da bei diesen beiden Gruppen die Prozesse der Sporenbildung — namentlich in deren Anfangsstadien — auf verschiedene Weise verlaufen: bei den zweisporigen wird unmittelbar der Sporoblast gebildet, während bei den vielsporigen zuvor ein für beide Sporen gemeinschaftlicher Pansporoblast entsteht. Die Übereinstimmung in der Struktur der Sporen bei den *Myxosporidia disporogenea* und den *M. polysporogenea* läßt sich meiner Ansicht nach natürlich auf keine andere Weise erklären, als durch die gleichen Konvergenzerscheinungen, auf welche ich schon weiter oben hingewiesen haben.

Es muß hierbei notwendigerweise auf das Vorhandensein noch anderer, besonderer Formen von Myxosporidien hingewiesen werden, bei welchen die Anwesenheit vieler Sporen in dem Protoplasma des Amöboids eine sekundäre Erscheinung darstellt, und zwar entwickeln sich bei der von mir (1907) beschriebenen, in der Gallenblase von *Hippoglossus vulgaris* lebenden *Ceratomyxa ramosa* gewöhnlich nur zwei Sporen, allein späterhin vereinigen sich, wie ich vermute, die einzelnen Amöboide der betreffenden Myxosporidie zu einem gemeinsamen Plasmodium und wir erhalten dann gleichsam eine vielsporige Myxosporidie.

Überhaupt befindet sich die Systematik der Myxosporidia einstweilen noch in einem embryonalen Stadium, welches einigermaßen an jenen Zustand erinnert, in welchem sich vor 10 bis 15 Jahren die Systematik der Süßwasserrhizopoden befand: auch in unserem Falle haben wir es mit ebensolchen, wenn nicht gar bedeutend größeren Schwierigkeiten in bezug auf die Feststellung von spezifischen Merkmalen zu tun, wie sie uns bei den Rhizopoda nuda entgegentreten. Bei den Myxosporidien gestaltet sich, meiner Ansicht nach, alles noch komplizierter durch den Umstand, daß die Sporen ein und derselben Art, indem sie verschiedene Wirtstiere infizieren, sich hierauf unter ungleichen Bedingungen entwickeln; das Ergebnis hiervon ist die Bildung von Sporen, welche sich etwas von den Sporen des mütterlichen Organismus unterscheiden.

Was nun die mit vier Polkapseln versehenen Sporen betrifft, so entwickeln sich dieselben, wie ich an *Chloromyxum sp.* aus der Gallenblase von *Raja radiata* beobachten konnte, auf die gewohnte Weise; nur ist es mir nicht gelungen bei denselben die Art und Weise der Bildung des Pansporoblasten zu verfolgen; was dagegen die Ent-

stehung der Sporen selbst betrifft, so bemerken wir in diesem Falle vier Zellen der Polkapseln und zwei Zellen der Hülle. Es unterliegt keinem Zweifel, daß zwei ebensolcher Zellen der Sporenhülle auch bei *Chloromyxum protei* Jos. (JOSEPH, 1907 S. 405) vorhanden sind.

Indem ich nunmehr, gestützt auf meine Studien über den Verlauf des Prozesses der Sporenbildung, zu der Frage übergehe, welche Stellung im Systeme der Protozoen den Myxosporidien zukommt, muß ich der Ansicht zuneigen, daß dieselben den nackten, kein Gehäuse tragenden, parasitischen Rhizopoden am nächsten stehen.

Meine Beobachtungen an *Ceratomyxa* weisen unter anderem darauf hin, daß wir es, wenigstens bei den niedersten, zweisporigen Myxosporidien, mit einer echten autogamen Anisogamie in Gestalt von Pädogamie zu tun haben, welche durchaus an die Pädogamie der Actinomyxidia (*Sphaeractinomyxon stolci*) erinnert und mit der Autogamie bei *Plasmodiophora* und *Entamoeba coli* übereinstimmt.

Es liegt demnach kein Grund vor, wie dies von seiten SCHRÖDER's geschehen ist, zu einer hypothetischen Annahme von dem Vorhandensein einer Verschmelzung zweier Individuen oder deren Conjugation in der frühen, vegetativen Phase in der Entwicklung der Myxosporidien zu greifen. In der Überzeugung davon, daß meine Beobachtungen an *Ceratomyxa* in der Tat richtig sind, werde ich u. a. auch durch die Ergebnisse der bis jetzt noch nicht veröffentlichten Arbeit von KEYSSELITZ über die Sporenbildung bei *Myxobolus pfeifferi* (vgl. HARTMANN 1907, Anm. d. S. 144) bestärkt.

Auch durch die Bildung der Plasmodien bei *Ceratomyxa ramosa* (im Stadium der Sporenbildung) werde ich nur noch mehr davon überzeugt, daß die Myxosporidien in der Tat Organismen darstellen, welche den Rhizopoden nahe stehen. Selbstverständlich mußte die parasitische Lebensweise beträchtliche Veränderungen in der Organisation der Myxosporidien hervorgerufen haben (zu solchen sekundären Veränderungen in der Organisation gehört unter anderem natürlich auch die Bildung besonderer Zellen der Polkapseln), allein der Umstand, daß bei den Myxosporidien, oder richtiger gesagt, bei deren Sporen verschiedene Bildungen sekundären Ursprungs angetroffen werden, kann natürlich nicht gegen ihre Verwandtschaft mit den Rhizopoden sprechen. Die Ansichten von THÉLOHAN (1895), DOFLEIN (1898, S. 343) und SCHAUDINN (1899 S. 281) über die Verwandtschaft des Myxosporidia mit den Rhizopoda finden demnach eine Bestätigung auch durch die Entwicklungsgeschichte dieser Organismen.

Das Studium der Sporenbildung bei den Myxosporidien bietet uns auch die Möglichkeit deren Verwandtschaft mit einigen anderen

Gruppen der Protozoen festzustellen und die Stellung aller dieser Gruppen im Systeme der **Protozoa** mehr oder weniger klar zu legen.

Um diese Frage zu beantworten, muß ich hier in Kürze auch die Ergebnisse einiger meiner anderen, einstweilen verhältnismäßig noch unvollendeten Arbeiten über die Microsporidien und die Sarcosporidien, mitteilen.

Es erweist sich, daß die Sporen bei den Microsporidien (wenigstens ist dies bei *Glugea* der Fall) genau in der gleichen Weise wie bei *Ceratomyxa* aus einzelligen Sporoblasten entstehen, indem auch bei ihnen Zellen der Hülle und der Polkapseln auftreten, was natürlich auf eine direkte, nahe Verwandtschaft zwischen den Micro- und den Myxosporidien hinweist.

Sehr nahe mit diesen Formen verwandt sind, auf Grund der Bildungsweise der Sporen, auch die Actinomyxidia. Allerdings weichen die Sporen dieser letzteren einigermaßen von dem allgemeinen Typus des Baues der Sporen bei den Myxosporidien ab, indem in ihnen besondere Sporozoiten gebildet werden, allein diese Abweichung ist nicht deutlich genug ausgesprochen, um als ein Hindernis für die Vereinigung aller dieser Gruppen in eine gemeinsame Ordnung der Neosporidia (nach Schaudinn) gelten zu können.

Was die in der letzten Zeit zu den Myxosporidien gezählten Haplosporidia betrifft, so bin ich der Ansicht, daß in dieser Protozoengruppe einstweilen noch Formen zusammengefaßt sind, deren Verwandtschaft untereinander wie auch mit den **Myxosporidia** noch lange nicht klargelegt ist; aus diesem Grunde scheinen mir die verwandtschaftlichen Beziehungen der erwähnten Gruppe zu den übrigen Neosporidia noch recht fraglicher Natur und nicht genügend aufgeklärt zu sein.

Was nun die Stellung der Sarcosporidia, in welchen man den Microsporidien äußerst nahestehende Formen zu sehen pflegt, im System der Protozoen betrifft, so ist mir dieselbe einstweilen noch völlig unverständlich. Meine vorläufigen Untersuchungen über diese Protozoengruppe haben mir auch nicht die geringsten Hinweise auf das Vorhandensein eines Polkapselkernes bei derselben gegeben, ebensowenig auf die Existenz besonderer Zellen der Hülle bei der Entwicklung der Sporen. Durch die Beobachtungen von Koch über die Bewegung der Sporen der Sarcosporidien (1902) und diejenigen von Wasielewski (1902) wird meine Ansicht von dem Fehlen irgendwelchen verwandtschaftlichen Zusammenhangs zwischen den Myxo- und den Sarcosporidien nur bestätigt. Meiner Meinung nach er-

scheint die Annahme am wahrscheinlichsten, daß diese letzteren irgendwelchen parasitischen Flagellaten näher stehen, als durch Parasitismus veränderten Nachkommen der gehäuselosen Rhizopoden.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß es unzulässig ist, in der Klasse der Sporozoa, wie dies bisher geschehen ist, sowohl ihrer Entwicklungsgeschichte, als auch ihren phylogenetischen Beziehungen nach so weit voneinander entfernt stehende Formen wie die Neosporidia, die Telosporidia (d. h. die Gregarinida und Coccidia) und die Hämosporidia miteinander zu vereinigen. Während diese letzteren durch Parasitismus und Wirtswechsel differenzierte Flagellata darstellen, welche natürlicherweise in eine besondere Ordnung der Flagellaten ausgeschieden werden könnten, für die nach Hartmann die Bezeichnung als Binucleata zu verwenden wäre (1907, Kisskalt und Hartmann), haben auch die beiden ersten Ordnungen, d. h. die Neosporidia und die Telosporidia, in ihrer Entwicklungsgeschichte weder untereinander, noch auch mit den obenerwähnten Binucleata irgend etwas Gemeinsames. Die Klasse der Sporozoa ist demnach, als eine unnatürliche Einheit, fallen zu lassen und muß durch die soeben aufgezählten vollständig selbständigen Ordnungen ersetzt werden.

Die gegenseitigen systematischen Beziehungen der einzelnen Gruppen der Neosporidia, welche den Rhizopoda am nächsten stehen und wie mir scheinen will, nur eine Unterklasse dieser letzteren darstellen, lassen sich am besten in folgender Weise ausdrücken:

Neosporidia.

I. Ordnung: Myxosporidia.
  Unterordnung (a): Phaenocystidia sive Myxosporidia s. str.
  Unterordnung (b): Microsporidia.
  Unterordnung (c): Actinomyxidia.
II. Ordnung: Haplosporidia (?).

Literaturverzeichnis.

1906 Awerinzew, S.: Rhizopoda des Süßwassers. Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg Bd. 36 (russisch).

1907 —: Über Myxosporidien aus der Gallenblase der Fische. Zool. Anz. Bd. 31.

1884 Balbiani, E.: Leçons sur les Sporozoaires.

1881 Bütschli, O.: Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.

1905 Caullery, M. et Mesnil, F.: Recherches sur les Actinomyxidies. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.

1895 Cohn, L.: Über die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis Inaug.-Dissert. Königsberg, auch Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 9.

1898 Doflein, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. Ibid. Bd. 11.

1907 —: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

1902 Giemsa: Färbemethoden für Malariaparasiten. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Abt. 1 Bd. 32.

1894 Gurley, R.: The Myxosporidia, or Psorosperms of Fishes. Unit. Stat. Commission of Fish. and Fisher Vol. 18 1892.

1907 Hartmann, M.: Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

1899 Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. math.-phys. Kl. bayer. Akad. d. Wiss. Bd. 19.

1900 —: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 16.

1903 —: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße. Biol. Centralbl. Bd. 23.

1904 —: Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift zum 70. Geburtstag von E. Haeckel.

1907 Joseph, H.: Chloromyxum protei n. sp., ein in der Niere des Grottenolmes parasitierendes Myxosporidium. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

1907 Kisskalt, K. u. Hartmann, M.: Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Jena.

1902 Koch, M.: Über Sarcosporidien. Verh. V. Intern. Zool.-Kongresses.

1907 Kränzlin: Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

1899 Labbé, A.: Sporozoa. Tierreich. Lief. 5.

1906a Léger, L.: Sur une nouvelle maladie myxosporidienne de la Truite indigène. C. R. Acad. Sc. Paris 12 mars 1906.

1906b —: Myxosporidies nouvelles parasites des poissons. Ann. Univ. Grenoble Vol. 18.

1907 —: Les Schizogregarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

1906 Léger, L. et Hesse, E.: Sur la structure de la paroi sporale des Myxosporidies. C. R. Acad. Sc. Paris 19 mars 1906.

1903 Löwenthal, W.: Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae Eidam. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

1906 Mercier, M.: Phénomène de sexualite chez Myxobolus pfeifferi. C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 60.

1866 Möbius, K.: Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln einiger Polypen und Quallen.

1907 Neresheimer, E.: Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1.

1904 Plehn, M.: Über die Drehkrankheit des Salmonidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

1901 Prowazek, S.: Kernteilung und Vermehrung der Polytoma. Österr. botan. Zeitschr. 1901.

1904 Prowazek, S.: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 21.

1905 —: Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae. Ibid. Bd. 22.

1907 —: Ein Beitrag zur Genese des Pigments. Zool. Anz. Bd. 31.

1899 Schaudinn, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 13.

1902 —: Beiträge zur Kenntnis der Bacterien und verwandter Organismmen. I. Bacillus bütschlii n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

1902a — Studien über krankheiterregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud., der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 18.

1903 —: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Ibid. Bd. 19.

1904 —: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Ibid. Bd. 20.

1905 —: Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. deutsch. zool. Ges. 15. Jahresvers.

1907a Schröder, O.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Verh. Naturhist med. Ver. Heidelberg Nr. 6 Bd. 8.

1907b —: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Myxosporidien Sphaeromyxa labrazesi (Laveran et Mesnil). Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

1895 Thélohan, P.: Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Soc. France Belgique Vol. 26.

1902 Wasielewski: Diskussion zu Koch's Vortrag. Verh. V. Intern. Zool.-Kongresses.

1907 Wenyon: Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1.

Tafelerklärung.

Alle Zeichnungen sind mit dem Abbé'schem Zeichenapparat auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives entworfen und um das Doppelte (mit Ausnahme Fig. 9, 10, 11 u. 12 Taf. VIII) verkleinert. Alle Figuren (mit Ausnahme Fig. 1—3 Taf. VII und Fig. 18 Taf. VIII) sind bei Apochr. homog. Immers. 2 mm, Compensationsocular 18, Mikroskop von Zeiss, gezeichnet worden. Als Lichtquelle diente Auerlicht. Die Fig. 18 u. 19 Taf. VII und Fig. 17 Taf. VIII beziehen sich auf *Myxidium* sp., die übrigen auf *Ceratomyxa drepanopsettae mihi.*

Tafel VII.

Fig. 1—3. Reifere Sporen. Kerne und Plasma nicht eingezeichnet. Zeiss, Ob. D. C. Comp. Oc. 4.

Fig. 4. Amöboid mit zwei Kernen in Mitose.

Fig. 5—7. Amöboide mit vier Kernen.

Fig. 8. Amöboid mit Macrogametocyt, welcher sich in zwei Hälften teilt.

Fig. 9. Amöboid mit Macro- und Microgametocyten.

Fig. 10, 11. Amöboide mit Gameten, welche 2—4 kompakte Chromatinkörnchen herausstoßen.



Fig. 12, 12a, 13. Amöboide mit paarweise copulierenden Anisogameten.

Fig. 14. Amöboid mit zwei Zygoten-Sporoblasten.

Fig. 15—17. Amöboide mit zwei Sporoblasten, die sich in Sporenkeime verwandeln.

Fig. 18, 19. Der Beginn der Sporenbildung.

Fig. 20—30. Amöboide mit Sporoblasten, welche sich in Sporen verwandeln (Erklärung im Text).

Fig. 31. Ein Teil der sich entwickelnden Spore.

Fig. 32. Eine sich entwickelnde Spore.

Tafel VIII.

Fig. 1, 2. Dasselbe Exemplar von *C. drepanopsettae* in zwei optischen Durchschnitten mit sich entwickelnden Sporen.

Fig. 3, 4. Amöboide mit drei Sporenkeimen.

Fig. 5. Amöboid mit zwei Sporenkeimen.

Fig. 6, 7. Anormale Sporogonie.

Fig. 8. Ein Kern einer Zelle der Polkapseln mit einer Vacuole, welche die Kapsel bildet.

Fig. 9. Eine sich entwickelnde Spore ohne Zellen der Sporenhülle.

Fig. 10, 11. Zwei Stadien der Bildung von Polkapseln aus den Sporen von *C. drepanopsettae*.

Fig. 12, 13, 15, 20. Zellen der Polkapseln aus den Sporen von *C. drepanopsettae* mit Kernen und Kapseln.

Fig. 14. Amöboid mit zwei sich entwickelnden Sporen.

Fig. 16. Durchschnitt durch eine sich entwickelnde Spore.

Fig. 17. Zwillingsspore von *Myxidium* sp.

Fig. 18. Anormale Spore von *C. drepanopsettae*.

Fig. 19. Amöboid mit zwei Sporoblasten.

Fig. 20. Polkapsel aus der Spore von *C. drepanopsettae*.

(Von der Expedition der Hamburgischen Wissenschaftlichen Stiftung nach Deutsch-Ostafrika 1907/08.)

Zur Ätiologie der Varicellen.

Von

Dr. G. Keysselitz und **Dr. Martin Mayer,**

Assistenten am Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten (Hamburg).

(Hierzu Tafel IX.)

Die Varicella ist durch die Untersuchungen verschiedener Forscher als eine einheitliche von der Variola zu trennende Krankheit anerkannt. Eine Zusammenstellung der dafür in Betracht kommenden Gesichtspunkte findet sich in dem Artikel von v. Jürgensen in Nothnagel's spec. Path. u. Therapie.

In Deutsch-Ostafrika treten, wie wir erfahren, die Windpocken sowohl im Innern, wie an der Küste bald in größerem, bald in geringerem Umfange, in der Regel bei jugendlichen Individuen auf.[1]) Sie werden namentlich zur Zeit der Regenperioden beobachtet. Die Krankheit verläuft stets gutartig: ihre Dauer schwankt um 9 Tage.[2])

Wir hatten in Tanga während der ersten Hälfte des März Gelegenheit, zwei Fälle zu untersuchen. Beide Male handelte es sich

---

[1]) Die Eingeborenen nennen die Krankheit *tetekuwanga* oder auch *tetemayi* und scheiden sie streng von den Pocken (*ndui*).

[2]) In dem „Medizinalbericht über die deutschen Schutzgebiete 1903/04" findet sich eine Angabe von Feldmann über Windpocken in Bukoba (Monate August, September, 13 Fälle); 1904/05 berichtet Brückner über eine Epidemie von 114 Fällen in Tanga. Es handelte sich um Schüler der Gouvernementsschule; ein Teil derselben war vorher geimpft, ein Teil hatte Masern überstanden.



um Knaben im Alter von 15—16 Jahren. Sie waren kurz vorher geimpft worden, der eine zeigte noch zwei frisch vernarbte Impfpusteln am Arm.

Während in dem einen Fall die Pusteln nur am Kopf, dem oberen Teil der Brust und des Rückens auftraten und nicht über Hirsekorngröße erreichten, stellten sie sich in dem anderen Fall in großer Menge an allen Orten der Körperoberfläche, mit Ausnahme der Handteller und der Fußsohlen, ein und erreichten in einigen Exemplaren über Erbsengröße.

Zur Untersuchung wurden sowohl ganz frische, eben in Erscheinung getretene Varicellapusteln, deren man ja während der ganzen Dauer des Exanthems habhaft werden kann, benutzt, als auch weiter vorgeschrittene Stadien.

Als Fixierungsmittel kamen Sublimatalkohol, Flemming'sches und Herrmann'sches Gemisch in Anwendung. Das Sublimatalkoholmaterial erwies sich für die Untersuchung am vorteilhaftesten. Als Farbstoffe gebrauchten wir: Magentarot, Orcein, Ehrlich'sches Hämatoxylin mit Eosinnachfärbung, Eisenhämatoxylin und Giemsa-Gemisch.

Die ersten Krankheitserscheinungen spielen sich ebenso wie bei den Pocken und Schafpocken an zirkumskripten Stellen im Stratum germinativum ab, und zwar werden anfangs nur die mittleren Schichten desselben ergriffen.

Der Krankheitsprozeß besteht in einer Auflösung des Zellinhaltes, die in der Umgebung besonders gearteter, für die Varicellen charakteristischer Körper beginnt. Diese „Varicellakörper" liegen im Plasma der Zelle und sind als Reaktionsprodukte derselben auf das Eindringen eines spezifischen Virus anzusehen. Sie bedingen eine Zerstörung der Zelle bis auf schmale periphere Schichten. Letztere bleiben einige Zeit bestehen. Sie haben, indem sie an einzelnen Stellen durchbrechen und so eine Konfluierung des flüssigen Inhaltes verschiedener Zellen herbeiführen, den fächerigen Bau der Varicellapustel zur Folge.[1])

Sämtliche befallenen Zellen machen einen etwas geblähten Eindruck. Sie scheinen ziemlich flüssigkeitsreich zu sein. Der Kern ist fast stets umgeben von einer etwas verschieden großen hellen Zone, in der einige Detrituskörnchen liegen. Die Kernstrukturierung ist anfangs gegenüber dem Normalzustande nicht verändert.

Die Varicellakörperchen (Fig. 1—6) treten im Plasma der Zelle an beliebigen Stellen zuweilen in größerer Anzahl, bis

[1]) cf. Unna: Die Histopathologie der Hautkrankheiten 1894.



zu ca. 15 Stück, häufig auch nur in wenigen, seltener nur in einem Exemplar auf. Die fraglichen Gebilde haben verschiedene Größe. Die kleinsten weisen einen Durchmesser von ca. $^1/_5$ μ auf, die größten erreichen eine Länge bis zu 9 μ. Eine Zelle beherbergt in der Regel Körper ungleichen Umfanges. Die Gestalt der Körperchen ist nicht konstant. Die kleinsten haben eine runde bis ovale Form, die größeren zeigen eine gestreckte, bohnenförmige, wurstförmige oder auch unregelmäßige Gestalt. Hantelförmige Körperchen werden gleichfalls, wenn auch nicht sehr häufig, beobachtet. Die Oberfläche der Varicellakörperchen ist meist glatt. Die größeren Gebilde tragen jedoch mehrfach auch kleinere und größere Zacken, Buckel und Fortsätze. Das Gefüge der Körper wechselt nach der Größe. Die kleineren erscheinen homogen, bei zunehmender Größe vermag man in ihrem Innern ein dichter strukturiertes, rundliches Element nachzuweisen (Fig. 2, 5, 6), das in den länglich ovalen Varicellakörpern Hantelform besitzen kann. In den größeren Varicellaeinschlüssen finden sich hellere und dunklere ineinander übergehende Flecken (Fig. 3, 4, 5), doch kann man auch unter ihnen solche von mehr homogenem Bau finden. Die Körper vermögen sich durchzuschnüren (Fig. 2, 6); sie nehmen zuvor Hantelgestalt an. Der Verdoppelung scheint eine Teilung des Innengebildes vorauszugehen. Die Teilprodukte werden den Tochterstücken überantwortet (Fig. 2).

Die Körper färben sich mit Eisenhämatoxylin schwarz — die größeren Exemplare erscheinen bei dieser Tinktion mehr im Bleifederton. Mit Ehrlich'schem Hämatoxylin tingieren sie sich nur schwach bläulich, bei nachfolgender Färbung mit Eosin nehmen sie einen etwas schmutzig roten Ton an, wie manche Nucleolen, die einen Teil ihres Chromatins verloren haben. Magentarot färbt sie rot, Orcein rötlich. Eine Anzahl Nucleolen nehmen die gleiche oder eine ähnliche Nuance an.

Jeder Körper ist umgeben von einer hellen, rund-ovalen, meist strukturlosen Zone, deren Umfang im allgemeinen von der Größe des Körpers abhängig ist (Fig. 1—6). In den die größeren Körper umgebenden hellen Bezirken vermag man mehrfach einzelne von den Wandungen nach den Einschlüssen zustrebende eventuell sich verzweigende Fäden wahrzunehmen.

Die fraglichen Körperchen dürften als Reaktionsprodukte der Zelle auf das Eindringen des Varicellavirus hin anzusehen sein. Sie sind nicht rein plasmatischer Natur. An ihrem Aufbau ist auch Kernsubstanz und zwar das Plastin, wie aus dem färberischen Ver-

halten hervorgeht, beteiligt. In ihrer Tiefe dürfte der eigentliche Erreger zu suchen sein. Vermutlich stellen die nachweisbaren Innengebilde ein Stadium desselben vor (Chlamydozoa Prowazek).

Die mit dem Wachstum der Varicellakörper fortgesetzt an Umfang zunehmende helle Zone deutet auf einen Verbrauch an plasmatischer Substanz innerhalb der Körper hin. Ein Teil derselben mag von den in der Tiefe der Einschlüsse befindlichen Trägern des Virus aufgebraucht werden, ein anderer Teil dient vermutlich zum Aufbau der Reaktionsprodukte der Zelle, der Varicellakörper selbst. Späterhin gehen dieselben zugrunde.

Bereits oben ist auf die verschiedene Größe der Einschlüsse innerhalb einer Zelle hingewiesen worden. Gewöhnlich wachsen nur ein bis zwei dieser Körper schneller als die übrigen heran. Sie liegen meistens in der Nähe des Kernes (Fig. 5). Die sie umgebende helle Zone vereinigt sich gewöhnlich mit der des Kernes und der Varicellakörper rückt in dieselbe hinein (Fig. 3, 4).

Der Kern degeneriert später. Er gibt seine chromatische Substanz ab, verklumpt und zerfällt. Detrituskörnchen deuten auf seine Existenz hin. Die Vacuole selbst dehnt sich weiter aus. Auf diese Weise wird ein Teil der Zelle vacuolisiert. Die Vacuole schließt sich, nachdem sie an Umfang zugenommen hat, meistens durch etwas verdichtetes Plasma ringsseitig ab.

Die übrigen eventuell vorhandenen Varicellakörper wachsen ihrerseits heran und bedingen eine Vacuolisation des Zellrestes (Fig. 7). Sobald dieselbe durchgeführt ist, treten die Einschlüsse, da weitere Substanz zum Abbau fehlt, in ein Stadium der regressiven Metamorphose ein, die sich an den kleineren in einfachem Zerfall, an den größeren in der Regel in folgenden charakteristischen Umwandlungen äußert (Fig. 7, 8):

Der Varicellakörper quillt, lockert sich auf und erhält dunklere und hellere Stellen. Es tritt eine Sonderung zwischen Inhalt und peripherer Schicht ein. Letztere erscheint als doppelt konturierte Membran. Nach innen zu folgt eine helle, allenfalls mit spärlichem Detritus durchsetzte Zone, die in ihrer Mitte den Rest des Körpers beherbergt. Derselbe besitzt anfangs eine ziemlich dichte, später immer lockere Wabenstruktur und zerfällt. Detritus füllt dann das Innere des zu einem mehr oder weniger unregelmäßigen Bläschen umgewandelten Körpers aus. Späterhin schwindet derselbe spurlos. Die größeren Varicellakörper können auch ebenso wie die kleineren direkt zerfallen. Es ist das jedoch sehr viel seltener der Fall.

Ziemlich oft vermag man auf den Stadien der Fig. 7, zuweilen auch schon früher, im Centrum des Varicellakörpers ein rund bis leicht ovales, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzendes Körnchen nachzuweisen, das während der sich anschließenden Umwandlungen des Varicellakörpers einige Zeit erhalten bleiben kann, um schließlich zu verschwinden (Fig. 7, 8c, d, e). Es wäre möglich, daß es sich um ein Stadium des Erregers handelt. Man vermag mehrfach in Einschlüssen, denen es fehlt, auf Stadien der Fig. 8a, b kleinste mit Eisenhämatoxylin sich intensiv schwärzende rundliche Gebilde darzustellen, die eventuell als Folgestadium in Betracht kommen könnten. An dem uns zur Verfügung stehenden Material vermögen wir mit den hier vorhandenen Farbstoffen die Frage nicht zu entscheiden.

Von einer weiteren Besprechung der Varicellakörper und ihrer Bedeutung können wir absehen, da kürzlich Prowazek in „Chlamydozoa" (Arch. f. Protistenk. Bd. X 1907) die in Betracht kommenden Gesichtspunkte zusammengefaßt hat.

Das Material zu dieser Untersuchung stammt aus dem Gouvernements-Krankenhause Tanga. Dem Leiter desselben, Herrn Stabsarzt Dr. Lott, möchten wir auch an dieser Stelle unseren verbindlichsten Dank dafür aussprechen.

Dar-es-Salaam, 6. Mai 1908.

Tafelerklärung.

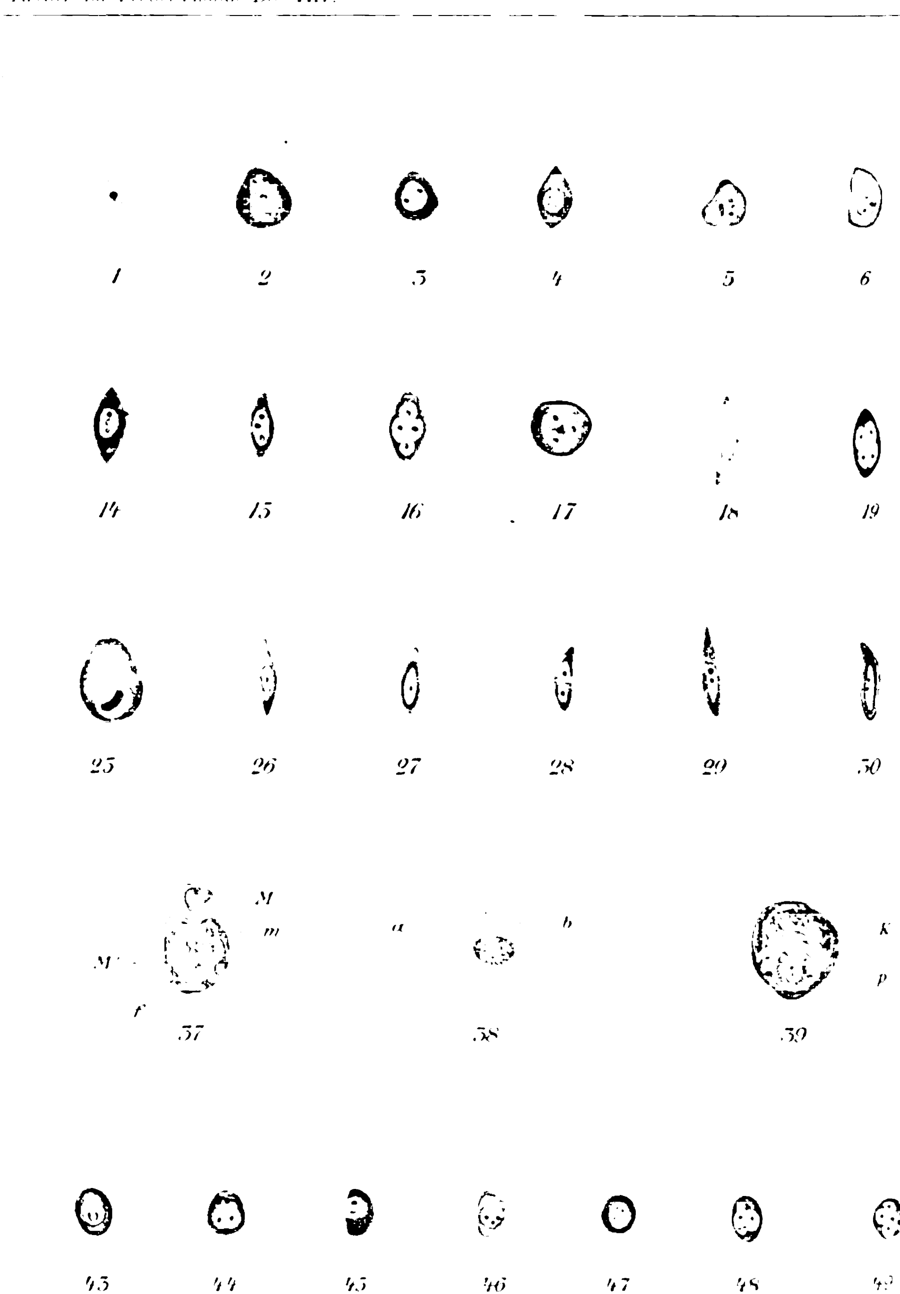
Sämtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat entworfen.
(Ok. 12, Obj. 2 mm. Tischhöhe.)

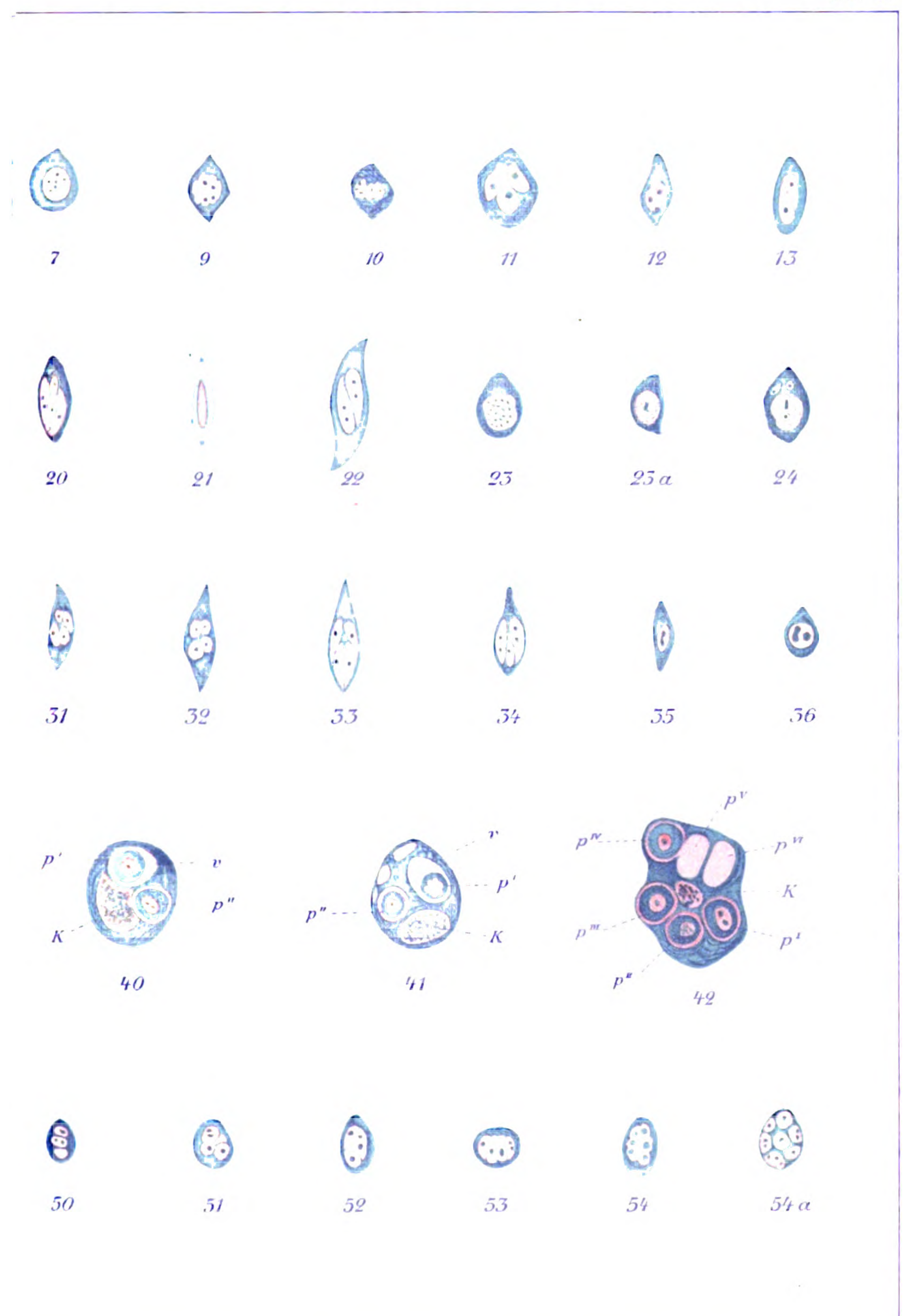
Fig. 1—6. Epithelzellen mit verschieden weit entwickelten und verschieden zahlreichen Varicellakörpern; in Fig. 1, 2, 5, 6 sind in den kleineren Varicella-einschlüssen die Innenkörper (Chlamydozoa) zu sehen.

Fig. 7. Vacuolisation der Epithelzelle, die kleineren Varicellakörper sind größtenteils zerfallen. Der große Varicellakörper ist in Zerfall begriffen, in seinem Innern befindet sich ein Innenkörper.

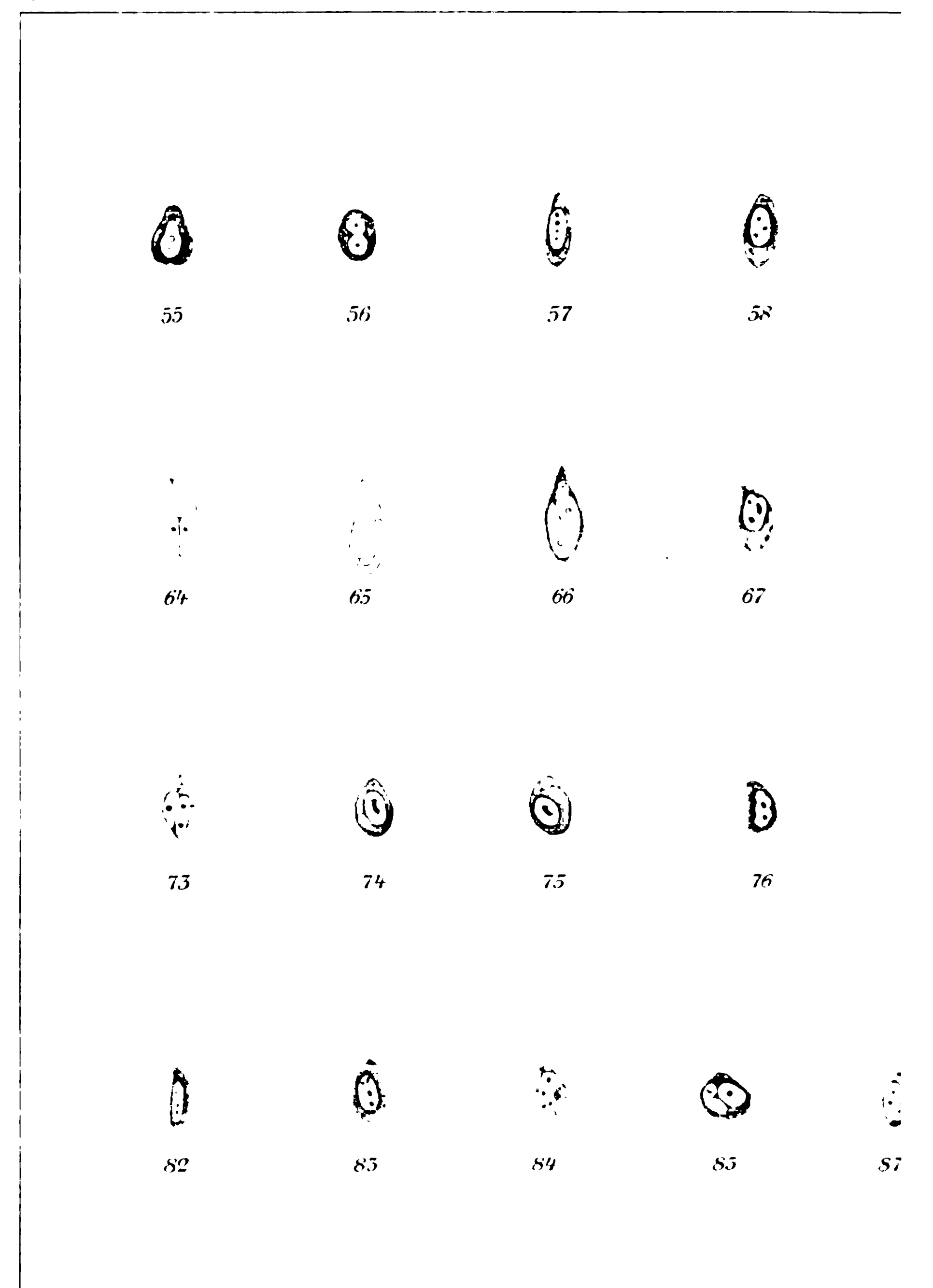
Fig. 8. Aufeinanderfolgende Stadien des Zerfalls der Varicellakörper, in a und b fehlt der Innenkörper.

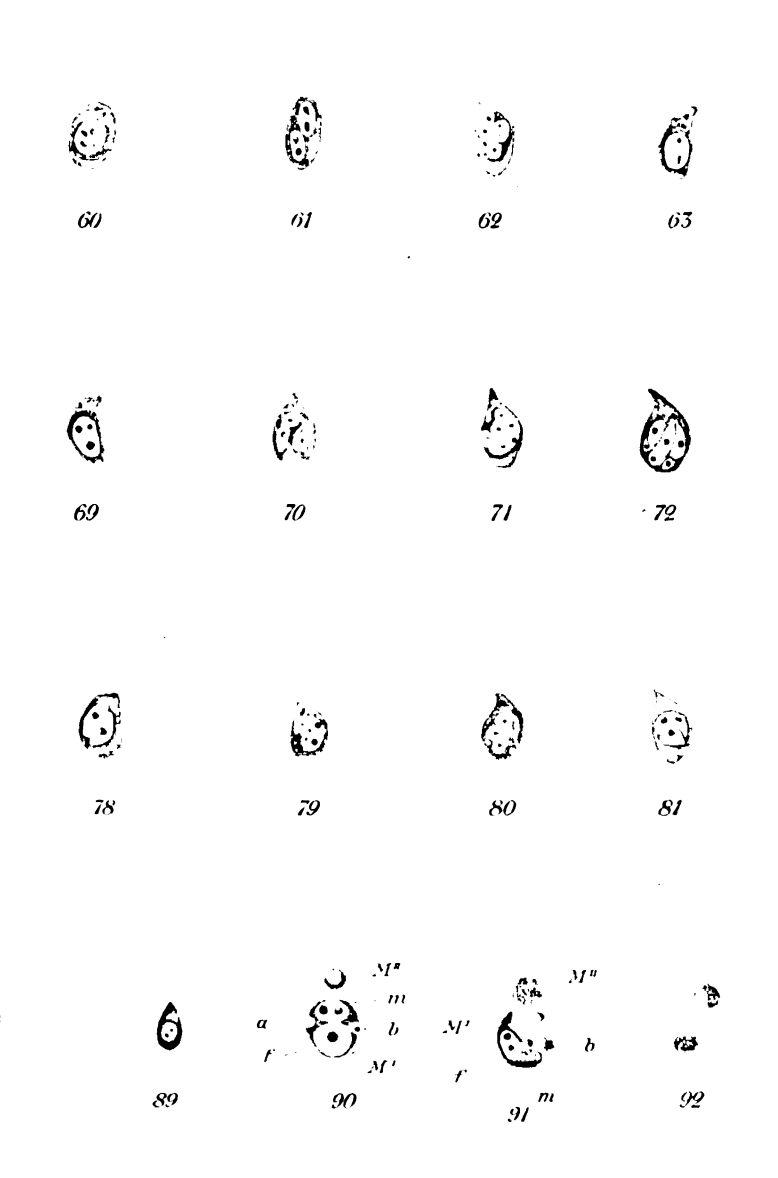
Fig. 9. Zelle mit zerstörtem Inhalt bei Varicellen.

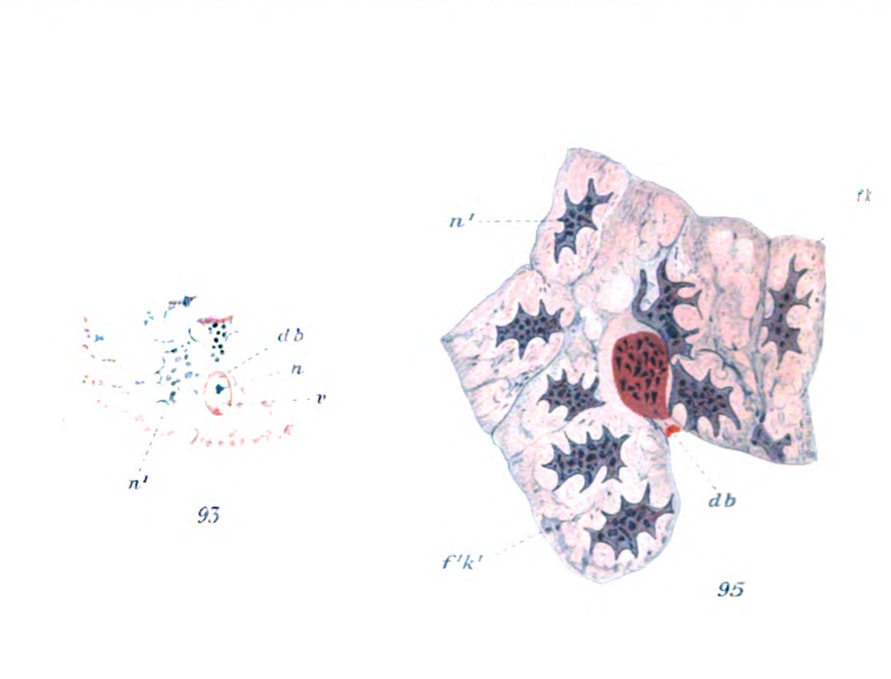

1
2
3
4
5
6
14
15
16
17
18
19
25
26
27
28
29
30
M
m
M
f
37
a
b
38
K
p
39
43
44
45
46
47
48

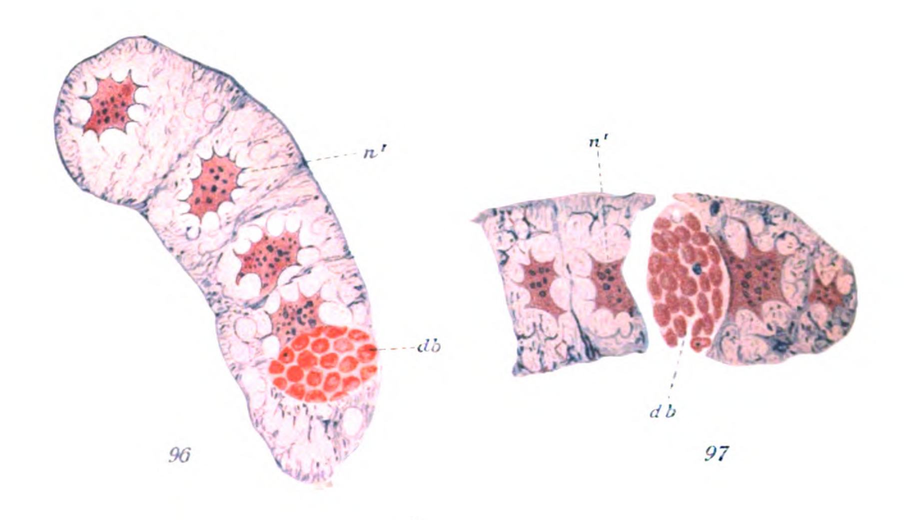


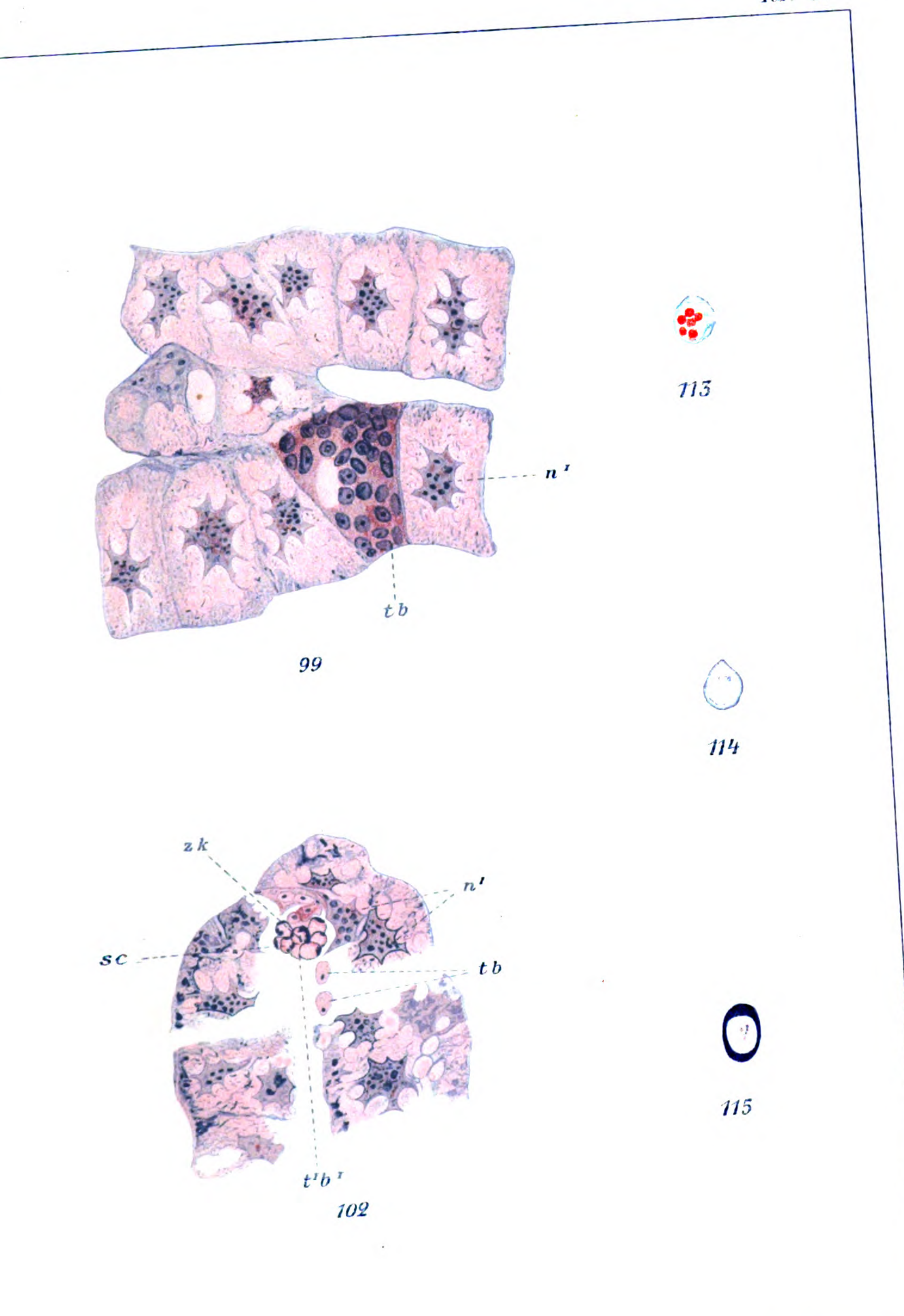
cher ... Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


55
56
57
58
64
65
66
67
73
74
75
76
82
83
84
85
87


60
61
62
63
69
70
71
72
78
79
80
81
88
89
90
91
92
M''
m
a
b
f
M'
m


db
n
v
n'
93
n'
fk
db
f'k'
95


n'
db
96
n'
db
97



Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.

ischer in Jena.


f k
t b
t b
100
f' k'
t b
t'' b''
rk
t' b'
t'' b''
n'
t''' b'''
sc
f k
103

t b
f k
t'b'
n'
f k
n'

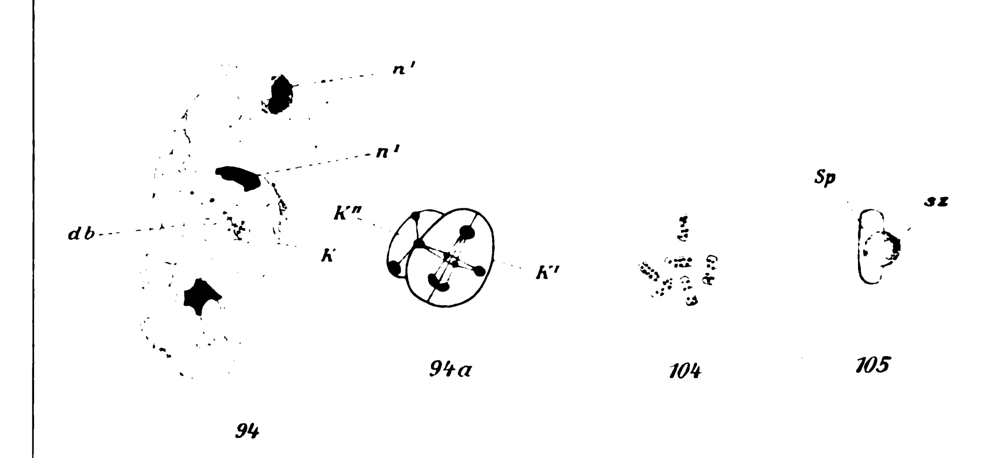
101



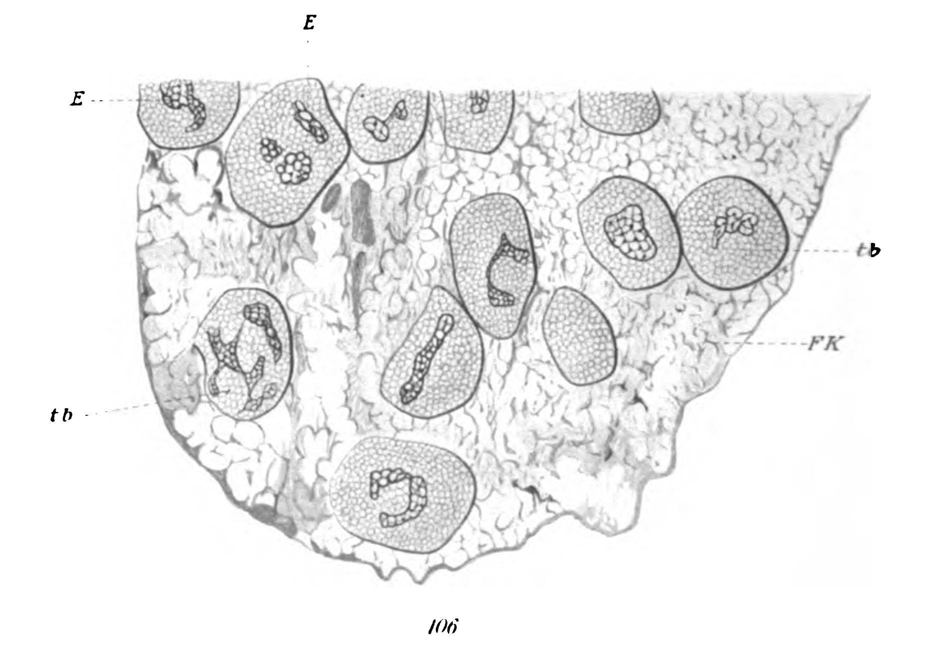
103a

r in Jena

Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena



94 94a 104 105



106

Frl. Ranisch und Krassilstschick gez.

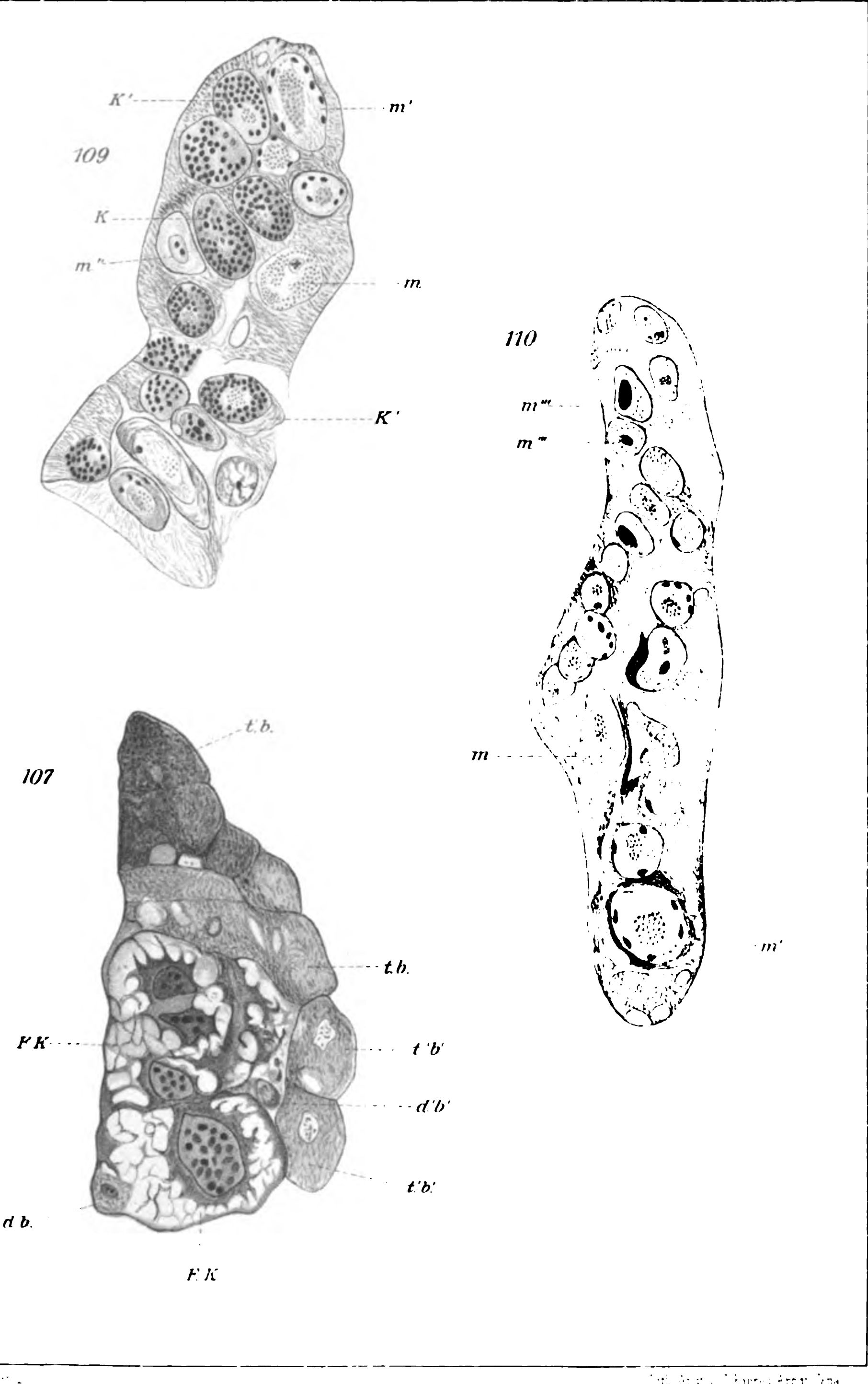


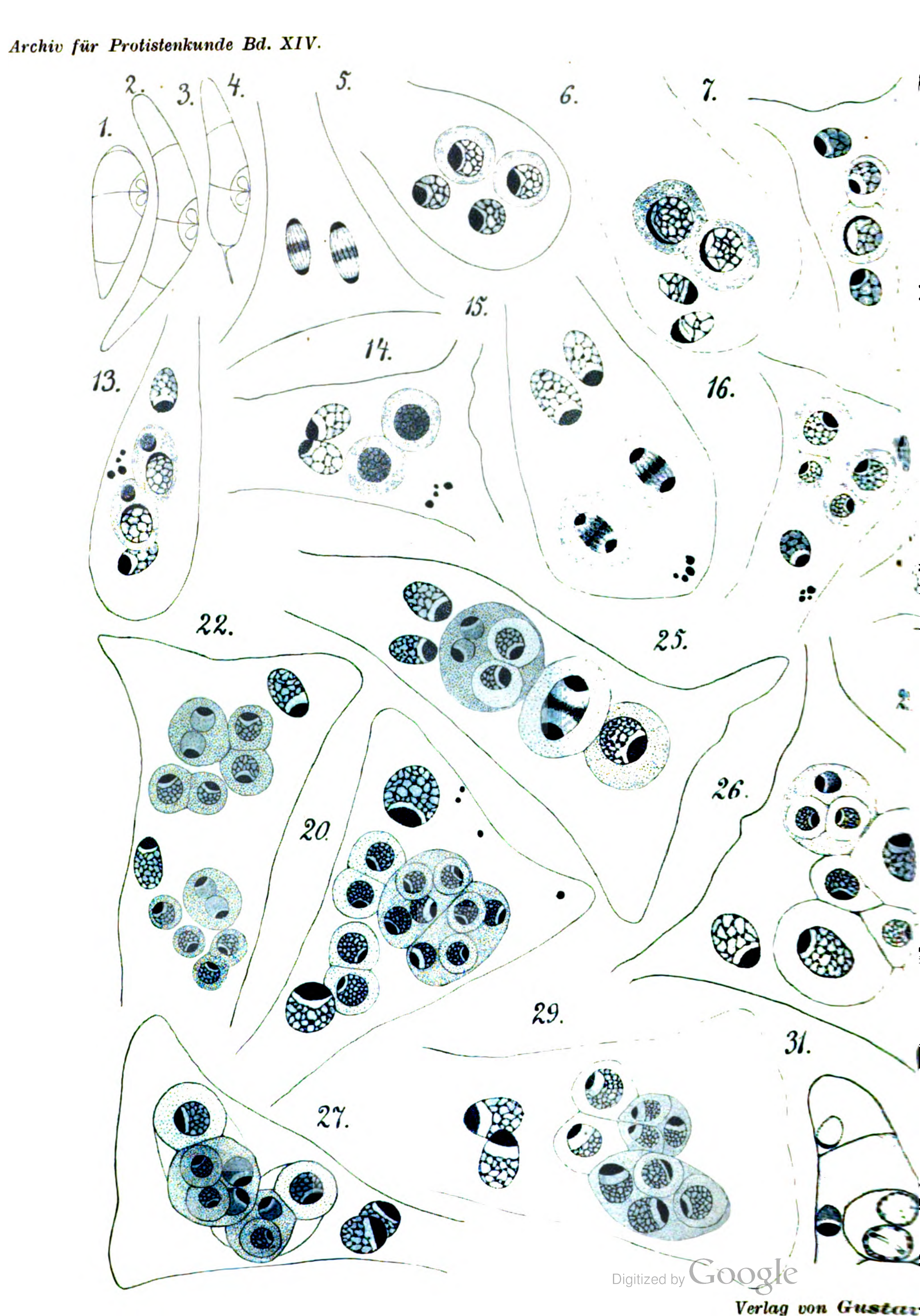
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

…tischer in Jena

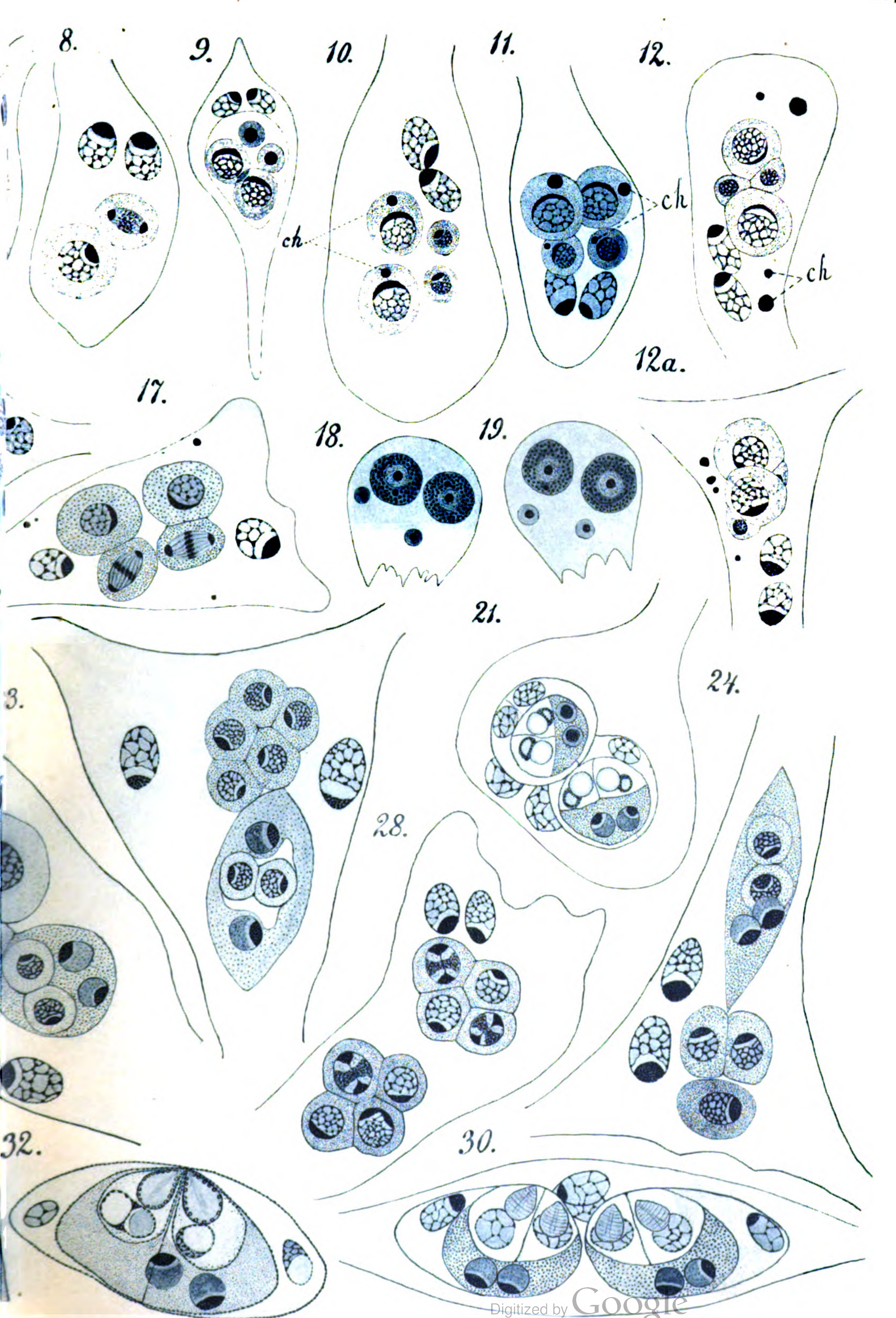


Frl. Kanisch gez.


109
K'
m'
K
m''
m
K'
110
m'''
m''
m
m'
107
t. b.
t. b.
F K
t' b'
d' b'
t' b'
d b.
F. K

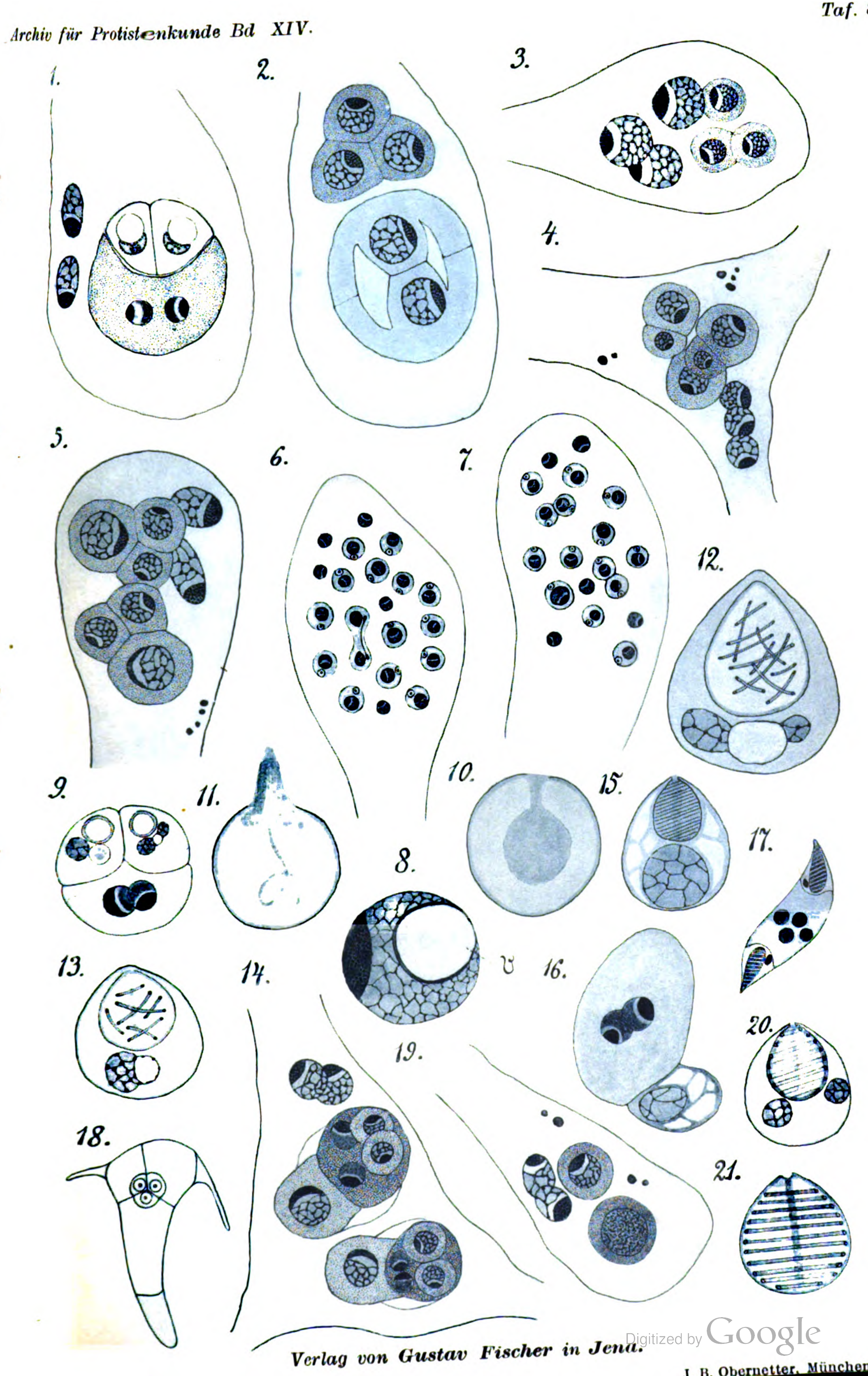


Verlag von Gustav



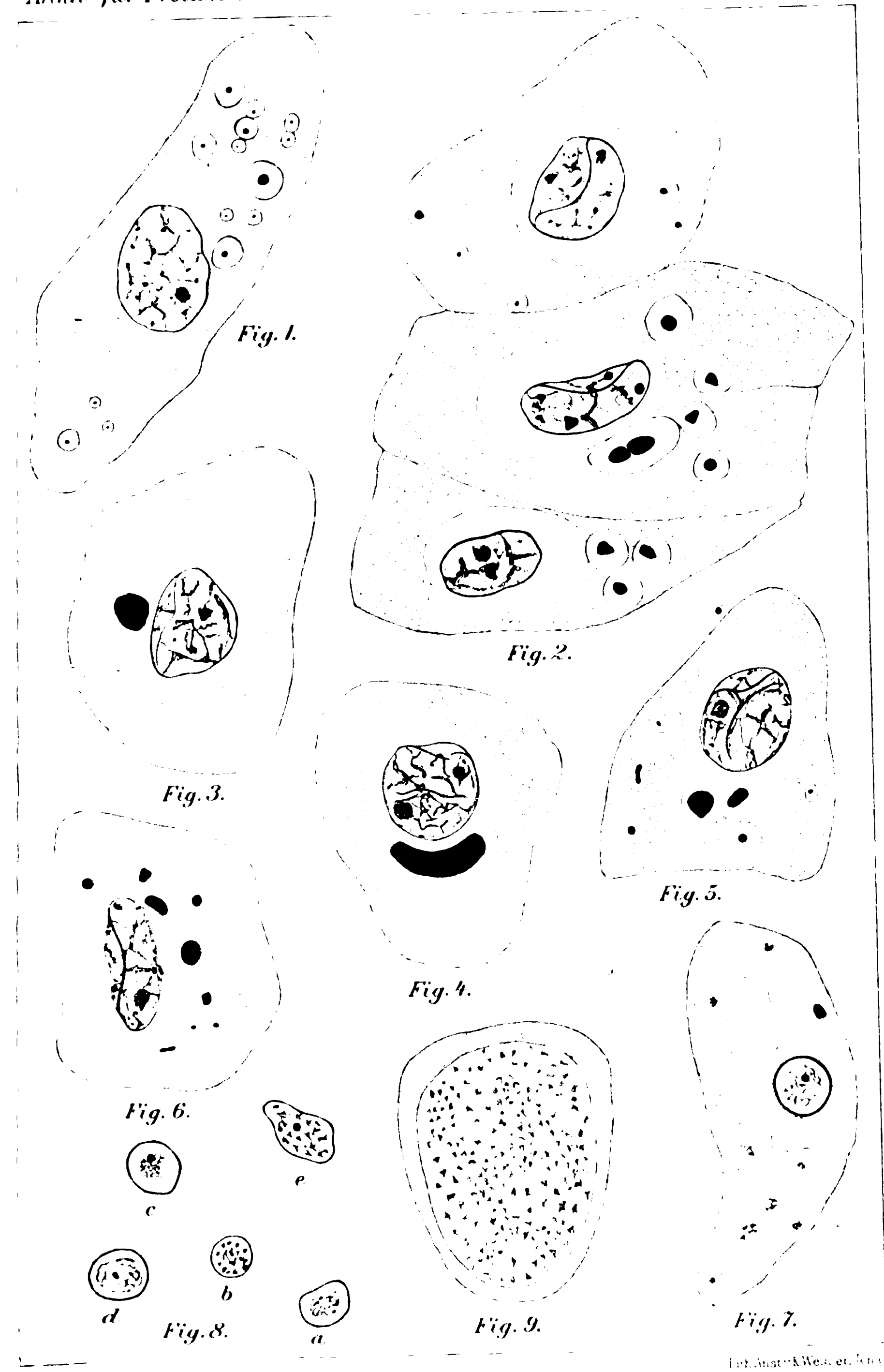
Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München.



Keysselitz gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena

Thelohania chaetogastris, eine neue in *Chaetogaster diaphanus* Gruith schmarotzende Microsporidienart.

Von

Dr. Olaw Schröder,

Assistent am Zoologischen Institut in Heidelberg.

(Hierzu Tafel X.)

Material und Methoden.

Bei einer Anzahl Individuen des Oligochaeten *Chaetogaster diaphanus* Gruith, welche ich im Herbst 1907 in einem kleinen Teich nahe der Stiftsmühle bei Heidelberg erbeutet hatte und die in einer flachen Kulturschale gehalten worden waren, trat im Winter eine ziemlich starke Infektion durch Microsporidien ein. Die Würmer, welche sonst bekanntlich völlig durchsichtig sind, wurden besonders an ihrer hinteren Körperhälfte opak mit in auffallendem Licht weißlichem Aussehen. Schon bei schwacher Vergrößerung war zu erkennen, daß die Leibeshöhle von zahlreichen größeren und kleineren kugeligen Gebilden erfüllt war, die teils frei flottierten, teils an den Dissepimenten und der Körperwand festsaßen. Bei stärkerer Vergrößerung erweisen sie sich als Cysten, die mit kleinen stark lichtbrechenden Sporen und teilweise mit körnigen Protoplasmamassen erfüllt waren. Auch fanden sich isolierte Sporen frei in der Leibeshöhle flottierend. Als eigentlicher Sitz der Parasiten erwiesen sich jedoch die Bindegewebs- und Muskelzellen. Da nur noch sechs, allerdings stark infizierte Exemplare von *Chaetogaster* vorhanden

waren, so versuchte ich, vom gleichen Fundort mehr zu beschaffen. Leider waren in dem damals mit einer Eisdecke überzogenen Teich nur noch zwei Exemplare zu erbeuten. Sie waren nicht infiziert, zeigten aber 8 Tage nach der Überführung in die Kulturschale eine ebenso starke Infektion wie die erstgefundenen. Dagegen gelang es nicht, andere Oligochaeten aus den Gattungen *Naïs* und *Stylaria* zu infizieren.

Ich hatte gehofft, daß die Durchsichtigkeit des Wirtsgewebes das Studium der lebenden Parasiten erleichtern werde. Leider ergab es jedoch nur wenige Resultate, und zwar deshalb, weil die Kernverhältnisse der lebenden Parasiten kaum zu erkennen waren. Abgesehen hiervon konnte ich alles, was ich auf Zupfpräparaten und Schnitten fand, auch schon am lebenden Material mehr oder weniger deutlich beobachten. Am ergebnisreichsten war das Studium der Zupfpräparate. Die *Chaetogaster* wurden mit einem kalten oder auch heißen Gemisch gleicher Teile von konz. Sublimat und Alkohol abs. übergossen und nach der üblichen Behandlung mit Jod-Alkohol mit verdünntem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbt; zum Teil wurde auch nach Überfärbung mit Salzsäure-Alkohol differenziert. Nach Überführung in Nelkenöl wurden die Exemplare auf dem Objektträger mit feinen Präpariernadeln vorsichtig zerzupft.

Auf die gleiche Weise fixierte Exemplare wurden ferner in Serienschnitte zerlegt und auf verschiedene Art gefärbt. Am geeignetsten erwies sich die van Gieson-Weigert'sche Eisenhämatoxylinmethode, ferner Delafield'sches Hämatoxylin und Methylenblau-Eosin.

Leider war der Erfolg der Untersuchungen nicht sehr groß. Besonders konnte von geschlechtlichen Vorgängen nichts beobachtet werden und auch der Bau der heranreifenden Sporen wegen ihrer Kleinheit nur wenig deutlich erkannt werden. Ferner ließen sich auch die ersten Stadien der Infektion nicht auffinden; es bleiben also sehr empfindliche Lücken offen. Dennoch habe ich mich aus verschiedenen Gründen entschlossen, die Resultate zu veröffentlichen. Bei unseren noch geringen Kenntnissen der Microsporidien kann auch ein kleinerer Beitrag vielleicht von Nutzen sein, der frühere Befunde bestätigt, modifiziert oder ergänzt. Andererseits werden manche Lücken in meinen Befunden, wie z. B. die Ausbildung der reifenden Spore, durch neuere Arbeiten in erwünschter Weise ausgefüllt. Ein weiterer Grund zur Veröffentlichung liegt darin, daß es recht ungewiß ist, ob ich neues Material erhalten kann und an ihm weitere ergänzende Resultate zu erzielen imstande bin.

Immerhin ist es von einigem Interesse, daß eine *Thelohania*-Art in Oligochaeten vorkommt, während Vertreter dieser Gattung bisher nur als Parasiten von Arthropoden bekannt waren.

Die Schizogonie.

Die jüngsten Stadien des Parasiten, welche ich fand, bewohnten die Bindegewebs-, seltener die Muskelzellen des Wirtes (Fig. 2, 5 u. 6). Sie waren sehr wechselnd gestaltet, was wohl durch ihre amöboide Bewegungsfähigkeit zu erklären ist. Ihr Plasma ist dicht, färbt sich dunkel und enthält mehrere Kerne von etwa 1 μ Durchmesser. Die Kerne lassen keine weitere Struktur erkennen; nur haben sie manchmal ein sehr feinkörniges Aussehen. Sehr oft sind sie von einem hellen Hof umgeben, wie u. a. auf Fig. 2 erkennbar. Die Größe dieser Stadien ist ziemlich gering; das auf Fig. 5 in 2000facher Vergrößerung abgebildete hatte z. B. einen Längsdurchmesser von etwa 10 μ, doch waren die meisten kleiner.

Diese Stadien, welche ich Schizonten nennen will, treten zu gewisser Zeit in eine sehr starke Vermehrung ein, welche sich so abspielt, wie sie von verwandten Arten (vgl. Stempell 1902) beschrieben wurde. Sie beginnen sich fortgesetzt zu teilen, wobei aber die Teilhälften sich oft nicht ganz trennen, sondern noch im Zusammenhang bleiben. Durch weitere unvollkommene Abschnürungen entstehen dann rosenkranzförmige Ketten, wie sie auf Fig. 13 u. 14 dargestellt sind. Zugleich scheint eine Vermehrung der Kerne durch Teilung stattzufinden. Die abgeschnürten Plasmapartien solcher Ketten, die durch hellere Brücken verbunden sind, besitzen meist zwei Kerne, seltener einen oder drei. Die fortgesetzte Teilung führt schließlich zu rundlichen zweikernigen Stadien (Fig. 16), die sich in die Länge strecken (Fig. 17), eine hantelförmige Gestalt annehmen und sich schließlich durchschnüren (Fig. 17—20). Das Endprodukt der Schizogonie ist ein kugeliges einkerniges Stadium von etwa 3 μ Durchmesser. Ob dieses sich noch weiter durch Zweiteilung vermehren kann, oder ob es wieder zu einem mehrkernigen Stadium heranwachsen kann, vermag ich nicht zu entscheiden. Immerhin scheint es nicht ausgeschlossen, daß solche einkernigen Schizonten in andere Wirtszellen eindringen und sich dort wieder vermehren. In einigen Fällen fand ich vereinzelte Schizonten vom Stadium der Fig. 17 u. 18 in Bindegewebszellen; Fig. 1 zeigt z. B. zwei derartige

Stadien neben einer reifen, von früherer Infektion her stammenden Cyste. Meist liegen aber solch wenigkernige Schizonten in größerer Anzahl zusammen (Fig. 3 u. 4), so daß man die verschiedensten Bilder der Schizogonie nebeneinander findet.

Die eben geschilderte Schizogonie entspricht genau der Beschreibung, welche Stempell (1902) von der Schizogonie (Merogonie Stempell) von *Thelohania mülleri* L. Pfr. gibt. Auch bei dieser Form treten rosenkranzähnliche Ketten auf, die sich in einigen Fällen sogar verzweigen können. Die hellen Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Sprößlingen deutet Stempell als ectoplasmatisch. Ich glaube, daß die hellere Färbung nur darauf beruht, daß das Plasma der Verbindungsbrücken weniger dicht ist als das der Sprößlinge, und daß kein Anlaß zu einer solchen Deutung vorhanden ist.

Das Auftreten von Kettenformen bei der Schizogonie von Microsporidien wurde vielleicht bereits von Keferstein (1862) an *Pleistophora helminthophthora* [Kef.] beobachtet. Später hat Edm. Hesse (1904) bei den Schizonten von *Thelohania legeri* [Hesse] kurze Ketten von drei Sprößlingen beschrieben, und neuerdings fand Stempell (1907) rosenkranzförmige Schizontenketten, die denen von *Thelohania mülleri* [L. Pfr.] äußerst ähnlich sind, auch bei *Nosema bombycis*, dem Erreger der Pébrinekrankheit der Seidenraupen.

Während der Schizogonie soll die Kernteilung nach den Angaben der meisten Beobachter direkt verlaufen. Nach Stempell (1902 S. 245) geschieht sie bei *Thelohania mülleri* folgendermaßen: „Der Kern mitsamt der circumnucleären Zone streckt sich zunächst in die Länge, schnürt sich hantelförmig ein, und die verdickten Enden, welche noch eine Zeitlang miteinander verbunden bleiben, werden zu den Tochterkernen: es findet also eine typische direkte Kernteilung statt.“

Auch Edm. Hesse (1904) gibt für *Thelohania legeri* amitotische Kernteilung an und ebenso Perrin (1906) bei *Pleistophora periplanetae.*

Dagegen soll nach Pérez (1904) bei der Schizogonie von *Thelohania maenadis* das Verhalten des Chromatins an eine typische Mitose erinnern.

Die Sporogonie.

A. Bis zur Bildung der Sporoblasten.

Während die Schizonten von *Thelohania chaetogastris* frei im Plasma der Wirtszellen anzutreffen sind, finden wir die Sporonten ausschließlich in Cysten. Diese enthalten oft alle Stadien der Sporogonie nebeneinander; ja in einzelnen Fällen kann man auch noch Schizonten in derartigen Cysten finden (Fig. 48 *sch*). Gewöhnlich ist die Anordnung der Sporonten in den Cysten derart, daß man die ältesten Stadien in der Mitte, die jüngsten an der Peripherie antrifft.

Die jüngsten Stadien der Sporogonie (Fig. 21 u. 22) sind ein- oder zweikernige kugelige Protoplasmagebilde von etwa 3 μ Durchmesser, die sich vom einkernigen Schizonten (Fig. 20) nur dadurch unterscheiden, daß ihr Plasma weniger dicht und daher heller gefärbt erscheint. Die feine plasmatische Wabenstruktur ist deutlich zu erkennen. Ob sich der einkernige Sporont aus dem einkernigen Schizonten direkt entwickelt, kann ich nicht bestimmt versichern, halte es aber für recht wahrscheinlich. Ebenso konnte ich nicht beobachten, ob der zweikernige Sporont durch Kernteilung aus dem einkernigen entsteht, oder etwa durch Copulation zweier einkerniger Sporonten. An dieser Stelle glaubte ich geschlechtliche Vorgänge suchen zu müssen, da möglicherweise die Bildung der Pansporoblasten ähnlich wie bei den Myxosporidien (vgl. Mercier 1906, Schröder 1907, Awerinzew 1907, Keysselitz 1908) durch Zusammentreten zweier Kerne oder Gameten eingeleitet werden könnte. Leider waren meine Bemühungen erfolglos, so daß ich hierüber keinen Aufschluß geben kann.

Auf Fig. 23 habe ich ein zweikerniges gestrecktes Stadium dargestellt, dessen Kernteilung noch nicht ganz vollendet ist. Leider war die Färbung nicht gut gelungen, weshalb ich nicht bestimmt behaupten will, daß es ein Sporont ist; möglicherweise könnte es ein Schizont sein. Soweit sich die äußerst feinen Verhältnisse entziffern ließen, liegt hier das Endstadium einer Mitose vor. Die nächsten Stadien gleichen den auf Fig. 18 u. 19 dargestellten Schizonten sehr, nur ist das Plasma, wie bemerkt, weniger dicht. Bei der weiteren Entwicklung schnürt sich der zweikernige Sporont in seiner mittleren Region etwas ein und wird hantelförmig. Eine vollständige Durchschnürung findet jedoch nicht statt, sondern die beiden Kerne teilen sich und es entsteht ein vierkerniger, zunächst

noch hantelförmiger Sporont (Fig. 24). Indem nun die an den Polen gelegenen beiden Teilkerne auseinanderrücken (Fig. 25 u. 26), entsteht ein kreuzförmiges, vierkerniges Stadium (Fig. 27 u. 28), und aus diesem durch erneute Zweiteilung der Kerne ein achtkerniges (Fig. 29). Jetzt rücken die Kerne wiederum auseinander, indem sich gleichzeitig das Plasma zwischen ihnen einbuchtet (Fig. 33), wodurch acht einkernige Sporoblasten entstehen. Diese hängen vorerst noch im Centrum rosettenartig zusammen durch einen centralen Plasmarest (Fig. 37 u. 41). Erst bei ihrer weiteren Ausbildung trennen sie sich. In einigen Fällen scheint allerdings schon etwas früher eine Trennung eintreten zu können (Fig. 30—32). Ob dieses vielleicht mit der Ausbildung von Macrosporen zusammenhängt, lasse ich unentschieden, da meine Beobachtungen hierüber zu lückenhaft sind.

Es bleibt noch übrig, über die Pansporoblastenhülle zu sprechen. Diese ist äußerst zart und bei den Sporoblastenrosetten in den Zupfpräparaten häufig nicht mehr vorhanden, indem die Rosette wahrscheinlich aus der Hülle herausgetreten ist. In anderen Fällen war die Hülle jedoch, namentlich auch auf Schnitten, deutlich erkennbar. Sie ist jedoch, wie schon bemerkt, äußerst zart und färbt sich nur schwach (Fig. 31, 32 u. 35). Innerhalb der Hülle und zwischen den Sporoblasten ist oft noch ein Netz feiner protoplasmatischer Fäden zu erkennen (Fig. 30—32).

Bevor ich die weitere Entwicklung der Sporoblasten zu Sporen schildere, möchte ich etwas auf die Entstehung der Sporoblasten bei anderen Microsporidien, soweit sie bekannt ist, eingehen. Es scheint, daß diese auf verschiedene Art vor sich gehen kann. Am längsten bekannt und schon von Henneguy und Thélohan (1891) in den Hauptzügen erkannt ist folgender Teilungsmodus: Aus dem einkernigen kugeligen Sporonten gehen durch wiederholte Zweiteilung der Zelle acht Sporoblasten hervor. Von der ersten Teilung an sind alle Tochterzellen voneinander getrennt, so daß im Pansporoblasten schließlich acht Einzelzellen liegen.

Diese Art der Sporoblastenentstehung hat Stempell (1902) bei *Thelohania mülleri* und kürzlich Mercier (1908) bei *Thelohania giardi* beobachtet. Dagegen sollen bei *Thelohania maenadis* nach Pérez (1904/05) die acht Sporoblastenkerne gleichzeitig aus einer Art Chromidialapparat entstehen und das Plasma sich erst später in acht Zellen sondern. Hesse (1904) beschrieb die Sporoblastenbildung bei *Thelohania legeri* [Hesse] (aus *Anopheles*) wiederum etwas ab-

weichend. Aus dem ursprünglichen Kern gehen durch wiederholte Zweiteilung acht Kerne hervor, die rosettenartig zusammengruppiert sind. Dann erst verdichtet sich um jeden dieser Kerne ein Teil des Protoplasmas zu einem Sporoblasten. Wenn man indessen HESSE's Abbildungen mit meinen vergleicht (z. B. seine Fig. 6 mit meiner Fig. 27 und seine Fig. 7 mit Fig. 34—37), so scheint es, als ob die Sporoblastenbildung der *Thelohania legeri* [HESSE] sich doch ähnlich der von *Th. chaetogastris* vollzieht, indem HESSE das für Kerne hält, was ich als Teilstücke des Sporonten deute, und HESSE's Caryosome von mir als die ganzen Kerne betrachtet werden. Ich vermute, daß sich auf diese Weise die unverhältnismäßige Größe der Kerne von *Th. legeri* [HESSE] erklärt. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die Kerne der späteren Sporen nach HESSE's Fig. 10 etwa nur die Größe des sog. „Caryosoms" der Sporoblasten erreichen sollen. Hierüber wird HESSE's ausführliche Arbeit jedoch wohl Aufklärung geben.

An dieser Stelle möchte ich auch auf eine von LENSSEN 1897 im Zoologischen Anzeiger veröffentlichte kurze Abhandlung: „Sur la présence de Sporozoaires chez un Rotateur" aufmerksam machen. LENSSEN fand im Darmepithel von *Hydatina* rosettenförmige Entwicklungsstadien eines Sporozoon, die er als „colonies de sporozoaires" beschrieb. Ein Vergleich seiner Fig. 1 mit meinen Figuren der Sporogonie von *Thelohania chaetogastris* macht es sehr wahrscheinlich, daß LENSSEN eine Microsporidienart studiert haben muß, deren Sporogonie sehr ähnlich der der *Thelohania chaetogastris* verläuft; wahrscheinlich sogar eine *Thelohania*-Art, denn die Zahl der Sporoblasten scheint acht betragen zu haben, soweit man aus der nach einem Schnitt angefertigten Abbildung ersehen kann.

Die Sporoblastenkerne entstehen nach LENSSEN durch successive Zweiteilung eines ursprünglichen Kernes. Dann rücken sie gegen die Oberfläche, umgeben sich mit Plasma und scheiden eine Membran aus. Im Centrum der so entstandenen Rosette bleibt wie bei *Thelohania chaetogastris* ein schwach färbbarer Plasmarest. Der Parasit der *Hydatina* unterscheidet sich von *Thelohania chaetogastris* durch den Mangel der Pansporoblastenmembran, die allerdings sehr leicht nur übersehen sein kann, und dadurch, daß die Sporogonie frei im Plasma der Wirtszellen und nicht innerhalb einer Cyste vor sich geht.

Über Kernteilungsvorgang bei der Sporoblastenbildung liegen nur wenige genauere Angaben vor. HENNEGUY und THÉLOHAN (1892) beschrieben für die von ihnen untersuchten *Thelohania*-Arten eine typische Caryokinese. Im Gegensatz dazu betonte STEMPELL (1902), daß in den Sporonten der *Thelohania mülleri* typische direkte Kern-

teilung stattfinde. HESSE (1904) hält die Kernteilung der Sporonten von *Thelohania legeri* [HESSE] für „une sorte de mitose avec stade de spirème et dédoublement préalable du karyosome dont les deux parties se rendent à deux pôles opposés du noyau où elles semblent jouer un rôle attractif pour la chromatine". MERCIER (1908) spricht bei *Thelohania giardi* von einer Kernteilung „intermédiaire entre la division directe et la mitose". Ich selbst habe keine genaueren Beobachtungen über die Kernteilung der Sporonten machen können; ich vermute jedoch, daß sich bei allen Formen, wo Kernteilung stattfindet, eine Caryokinese, wenn auch nicht ganz typischer Art, wird nachweisen lassen. Auf die abweichende Sporoblastenbildung der *Thelohania maenadis* habe ich bereits oben hingewiesen.

B. Umwandlung der Sporoblasten in Sporen.

Bis in die jüngste Zeit war über die Entwicklung und den Bau der Microsporidiensporen nur wenig bekannt; die Fortschritte sind seit den Arbeiten THÉLOHAN's verhältnismäßig gering geblieben. Zwei neueren Arbeiten von LÉGER und HESSE (1904) sowie von MERCIER (1908) verdanken wir die ersten genaueren Angaben. Nachdem LÉGER und HESSE bei *Coccomyxa morovi* (einer ihrer Stellung nach zwischen Myxosporidien und Microsporidien vermittelnden Art) die Entstehung und den Bau der Sporen ermittelt hatten, konnten sie dieselben Vorgänge auch bei *Glugea (Nosema) bombycis* nachweisen. Sie fanden, daß die zweiklappige Sporenschale wie bei den Myxosporidien von zwei Schalenzellen gebildet wird, und daß ferner die Polkapsel aus einer Polkapselzelle entsteht. Im Sporenplasma findet man entweder zwei oder nur einen und dann etwas größeren Kern.

Die Arbeit von MERCIER (1908) über *Thelohania giardi* bestätigte und ergänzte diese Befunde durch genauere Angaben über die Sporenentwicklung aus den Sporoblasten. Letztere sind zuerst einkernig, dann zweikernig; zuletzt liegen drei kleine Kerne an einem Pol des Sporoblasten. In diesem Stadium bemerkt man am entgegengesetzten Pol die ersten Anlagen der beiden Schalenzellen mit je einem kleinen Kerne. Dann tritt in der Mitte der Spore die Polkapselanlage zuerst als kleine Vacuole auf, welcher einer der drei ersterwähnten Kerne anliegt.

Hinter den beiden anderen dieser Kerne, den Amöboidkeimkernen, tritt darauf eine kleinere Vacuole auf, die sich später fast bis zur Polkapsel erstreckt. Das Sporenplasma ist zuletzt auf eine gürtelförmige mittlere Partie beschränkt; es enthält die zwei

Amöboidkeimkerne oder, indem jeder derselben sich teilt, deren vier, wie STEMPELL (1904) schon früher für *Nosema anomalum* angegeben hatte.

Bei *Thelohania chaetogastris* scheint die Sporenentwicklung in ähnlicher Weise zu geschehen.

Ich habe oben die Sporogonie bis zur Entstehung der acht einkernigen Sporoblasten verfolgt und gezeigt, daß letztere zunächst rosettenartig zusammenhängen, indem in ihrem Centrum ein Plasmarest verblieb. Häufig hat man den Eindruck, daß die Sporoblasten wie auf Stielen sitzen (Fig. 37 u. 41). Sehr bald bildet sich aber um jeden Sporoblasten eine deutliche Hülle und damit lösen sie sich vom Restkörper ab. Da nun, wie gesagt, die Pansporoblastenhülle äußerst hinfällig ist, so sieht man die Sporoblasten von dieser Stufe an, besonders aber die späteren Stadien, in den Cysten meist regellos durcheinander liegen; nur selten gelingt es noch, die Zusammengehörigkeit einer Gruppe zu erkennen (Fig. 40).

Der einfache Kern jedes Sporoblasten liegt am ursprünglich distalen Pol, häufig von einem hellen Hof umgeben (Fig. 34, 36, 37). In der Mitte des Sporoblasten bemerkte ich zuweilen eine kugelige bis eiförmige Vacuole (Fig. 35 u. 41), zuweilen auch ein etwas dunkler sich färbendes ovales Gebilde (Fig. 36 u. 40 oben).

Der Kern teilt sich nun, indem er sich streckt und hantelförmige Gestalt anzunehmen scheint (Fig. 38). Bei der äußerst geringen Kerngröße, die kaum 1 μ beträgt, wage ich nicht zu entscheiden, ob es eine mitotische oder amitotische Teilung ist, doch halte ich die erstere für wahrscheinlicher. Fig. 39 zeigt die vollzogene Kernteilung. Die nächsten Stadien waren schon dreikernig (Fig. 41, an der drei Sporoblasten bei der Präparation abgerissen wurden). Die drei Kerne liegen noch am distalen Pol, während auf Fig. 40 einer der Kerne schon gegen den anderen Pol des Sporoblasten gerückt ist und der stabile Kern in einzelnen Sporoblasten die Teilung noch nicht vollendet hat.

Die nun folgenden Stadien mit dem Auftreten der Schalenzellen und der Polkapselanlage, die MERCIER deutlich verfolgen konnte, fehlen mir leider. Das nächste von mir gefundene Stadium, welches ich in Fig. 42 wiedergegeben habe, erweist sich bereits als junge Spore. Das Plasma hat sich von den beiden Polen zurückgezogen und ist auf eine bereits gürtelförmige Zone in der mittleren Region beschränkt. Die zentrale Region der Spore wird durch die ovale Polkapsel eingenommen, deren Mündung spitz ausgezogen ist und scheinbar in etwas schräger Richtung gegen den einen Pol der Spore

zieht. Die Zahl der Kerne ist auf fünf gestiegen; zwei liegen nebeneinander im Plasma, einer scheinbar der Polkapsel angelagert, und die zwei letzten liegen als Schalenkerne innerhalb der noch nicht fertig ausgebildeten Schale.

Dieses Stadium fand ich recht selten so deutlich, wie es auf Fig. 42 dargestellt ist; ohne die Arbeiten von LÉGER und HESSE (1907), sowie die von MERCIER (1908) zu kennen, hätte ich wohl nicht gewagt, die Schalenkerne als solche zu bezeichnen. Überhaupt ist *Thelohania chaetogastris* für die Untersuchungen über Entstehung und Bau der Sporen wegen der geringen Größe recht ungeeignet.

Die ausgebildeten Sporen zeigt Fig. 43—46. Sie haben ellipsoide Gestalt und sind etwas kleiner als die Sporoblasten. Der Querschnitt ist kreisrund. Ihre Länge beträgt etwa 4 μ, ihre Breite 3 μ, in einzelnen Fällen auch bis 4 und 6 μ, so daß man vielleicht berechtigt ist, von Macrosporen und Microsporen zu sprechen, die ja bei Microsporidien ziemlich allgemein nebeneinander angetroffen werden.

Die Polkapsel ist ziemlich gut erkennbar und ragt an beiden Polen über den Protoplasmagürtel hinaus. Leider konnte ich keine genügenden Versuche über das Ausschnellen des Polfadens anstellen. da ich befürchtete, zuviel Material zu verlieren.

Die Schalenkerne sind nach Heranbildung der Schale unsichtbar geworden; ebenso vermißte ich oft den Polkapselkern (Fig. 44 bis 46). Im Plasma liegen entweder zwei Kerne (Fig. 43 u. 44). oder nur einer. Es ist daher vielleicht möglich, daß hier eine Kernverschmelzung wie in der Myxosporidienspore eintreten kann. Auch LÉGER und HESSE fanden bei *Nosema bombycis*, wie oben bemerkt, manchmal zwei, manchmal nur einen Kern.

Beziehungen zwischen Parasit und Wirtsgewebe.

Die ersten, von mir aber nicht gefundenen Stadien des Parasiten werden wohl zweifellos in den Darmepithelzellen zu suchen sein, da sich *Chaetogaster* durch Fressen reifer Sporen infizieren wird. Diese Art der Infektion wird für die Microsporidien allgemein angenommen. wenngleich darüber genauere Beobachtungen noch fehlen.

Die ein- bis vielkernigen Schizonten finden sich in den Bindegewebs- und Muskelzellen. am häufigsten in denjenigen der Dissepimente.

Sie sind deutlich durch ihre dnnklere Färbung vom Plasma der Wirtszelle zu unterscheiden (Fig. 1 u. 2). Anfänglich scheinen sie das Plasma der Zelle nicht zu schädigen. Haben sie sich indessen stark vermehrt, so wird die Zelle stark aufgebläht; um die Parasiten herum ist das Plasma häufig vollständig aufgebraucht, so daß sie wie in einer Höhle liegen, in der noch spärliche Plasmareste zu finden sind. Bei schwacher Infektion kann der Kern der Wirtszelle ganz unverändert bleiben, sich später sogar ganz normal teilen. Man findet z. B. oft in ganz unveränderten Zellen Cysten mit reifen Sporen; der Infektionsprozeß ist also ohne Schaden für die Wirtszelle zu Ende gegangen (Fig. 1). Die Cysten treten später aus den Zellen heraus und fallen in die Leibeshöhle, worauf der in der Zelle verbleibende Hohlraum später wieder durch Plasma ausgefüllt zu werden scheint, das zahlreiche dunkel färbbare Körnchen enthält. Andererseits findet man oft ganz normal aussehende Wirtszellen, in deren Plasma vereinzelte Sporen frei liegen. Ob hier bei sehr schwacher Infektion vielleicht die Bildung einer Cystenmembran unterblieb, oder ob letztere vielleicht nachträglich aufgelöst wurde, vermag ich nicht zu entscheiden. Es könnte aber auch beim Heraustreten der Cyste deren sehr dünne Membran gerissen und einige Sporen in der Zelle zurückgeblieben sein. Die letzte Vermutung scheint mir am wahrscheinlichsten. Ist dagegen die Zellinfektion der Wirtszelle stark, so daß ihr Kern von dem Parasiten umgeben und in die Cyste aufgenommen wird, so ist die Schädigung der Zelle bedeutend. Ihr Kern wird bläschenförmig; das sonst feinwabige Kerngerüst wird großmaschig und die Chromatinkörnchen liegen hauptsächlich unter der Kernmembran. Der Binnenkörper des Kernes wächst oft stark und scheint sich in manchen Fällen wiederholt zu teilen (Fig. 48). Die Kerne strecken sich oft sehr in die Länge und schnüren sich vielleicht sogar durch. Häufig zeigen sie auch lappenartige Auswüchse.

Diese Verhältnisse kann man besonders gut in großen Cysten beobachten, die sich über mehrere benachbarte Zellen erstrecken (Fig. 48) und einen Durchmesser bis zu 100 μ besitzen. Dieselben sind nicht durch Verschmelzung mehrerer Cysten entstanden zu denken, sondern sind wahrscheinlich so zustande gekommen, daß ein Infektionsherd sich über mehrere Zellen erstreckt hat.[1]) In

[1]) Dafür, daß fertige Cysten nicht verschmelzen können, spricht der Umstand, daß man in einer Wirtszelle manchmal dicht nebeneinander zwei Cysten finden kann (Fig. 47). Wahrscheinlich war die eine bereits mit einer Membran umhüllt, bevor die andere zur Ausbildung kam.

diesen großen Cysten ist von Zellplasma nie mehr etwas zu finden, dagegen sind die Zellkerne (*k*) in der eben beschriebenen veränderten Gestalt noch vorhanden. Außerdem finden sich kugelige kleine, stark färbbare Gebilde (Fig. 48 *x*), die meist in Gruppen zusammenliegen und die wohl mit den von Perrin (1906) bei *Pleistophora periplanetae* gefundenen und von ihm als degenerierende „residual nuclei“ bezeichnet werden.

Die oben geschilderten Veränderungen der Kerne der Wirtszellen wurden auch früher schon bei Microsporidieninfektionen beobachtet. Zuerst hat sie wohl Korotneff (1892) bei der in *Alcyonella fungosa* schmarotzenden Art, *Nosema bryozoides*, beschrieben. Der noch junge Parasit befällt die Spermatoblasten, in welchen sich die Schizogonie abspielt. Korotneff glaubt, das Plasma der Parasiten und der Wirtszelle vermische sich vollkommen und sei nicht mehr voneinander zu unterscheiden, sondern nur die Kerne des Parasiten blieben selbständig. Gegen diese Ansicht wendet sich Stempell (1904), welcher ähnliche Kernbilder bei *Nosema anomalum* beobachtete und sie als die vegetativen Kerne des Parasiten deutet. Ich bin dagegen der festen Überzeugung, daß es sich in beiden Fällen, besonders aber bei *Nosema anomalum*, um die Kerne der Wirtszellen handelt. Bei der von mir untersuchten Art ist das zweifellos der Fall, da man alle Übergänge vom normalen Kern der Wirtszelle bis zum bläschenförmigen oder gelappten verfolgen kann. Ich will noch darauf hinweisen, daß Mrázek (1900) bei *Glugea lophii* Doflein die gleichen Veränderungen des Wirtskernes beschrieben hat. Ob die großen bläschenförmigen Kerne, die Mrázek (1897) bei *Myxocystis ciliata* beschrieb, die neuerdings auch Hesse (1905) bei *Myxocystis hoffmeisteri* fand, als vegetative Kerne der Parasiten, wie es die Verfasser tun, oder als die vom Parasiten umschlossenen Wirtszellkerne aufzufassen sind, bedarf ebenfalls noch genauerer Untersuchungen. Hesse's Darstellung spricht allerdings sehr zugunsten der ersten Möglichkeit.

Eigenartige Einschlüsse in regenerierenden Bindegewebszellen.

Viele der offenbar infiziert gewesenen Zellen, in deren Plasma teilweise noch Sporen vorhanden waren, enthielten eigentümliche Ein-

schlüsse, über deren Natur und eventuellen Zusammenhang mit der Infektion ich im unklaren bin. In den anscheinend durch ausgetretene Parasitencysten in den Bindegewebszellen zurückgebliebenen Hohlräumen findet man häufig ein körniges, blaß gefärbtes Protoplasma (Fig. 58 links), ebenso häufig aber auch die auf Fig. 54—60 dargestellten eigenartigen, nur blaß färbbaren Gebilde. Dieselben sind meist spindelförmig und zeigen eine deutliche Längsstreifung, die, wie die Längsspaltbarkeit zeigt, auf einer inneren Struktur beruht. Häufig sind die Gebilde hakenförmig gebogen (Fig. 55—56) oder erscheinen auch schraubig gewunden (Fig. 59). Weitere Nachforschung über die Natur der Gebilde ließen mich noch folgende Stadien finden. Fig. 53 zeigt eine Gruppe der spindelförmigen Einschlüsse und in ihrer Mitte ein kernartiges Gebilde mit peripherem Chromatin. Fig. 52 ist der Inhalt einer ovalen Zellvacuole; die Spindeln sind noch nicht ausgebildet, doch ist die Längsstreifung durch die Anordnung von feinen Körnchen im Protoplasma angedeutet. Der Kern enthält kleine und größere kugelige Chromatinbrocken. Zwei ähnliche Bilder sind auf Fig. 51 rechts neben dem Zellkern zu sehen, in deren Mitte sich vielleicht ein früheres kleineres Stadium mit gleichmäßig im Kern verteilten Chromatin befindet. Dies letztere Stadium, sowie die auf Fig. 50 dargestellten, enthalten noch keine Andeutungen der Spindeln.

Da ich, wie gesagt, über die Natur dieser Gebilde nichts Bestimmtes aussagen kann, so will ich mich darauf beschränken, auf die Abbildungen hinzuweisen. Herr Geheimrat Bütschli, dem ich einige dieser Gebilde zeigte, teilte mir mit, daß er 1870/71 bei Beobachtungen über die Regeneration des Kopfendes von *Lumbricus herculeus* in den Muskelzellen des Vorderendes ganz ähnliche, besonders den Fig. 55 u. 56 entsprechende Gebilde gefunden habe. Er hielt sie damals für Umbildungen der Kerne, event. für Teilungsstadien derselben. Wie aus den mir gütigst zur Verfügung gestellten Zeichnungen hervorgeht, ist die Übereinstimmung eine sehr weitgehende.

Sehr ähnliche „kernspindelartige Gebilde“ beschrieb auch M. Zuelzer (1904) aus *Difflugia urceolata* und vermutete, daß es Bakterienfäden sein könnten.

Soweit mir bekannt, sind bisher nur zwei Arten von Microsporidien bei Oligochaeten gefunden worden, nämlich *Myxocystis ciliata* Mrázek in *Limnodrilus claparedianus* R. und *Myxocystis mrázeki* Hesse in *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. Außerdem ist es sehr möglich, daß

die von Lieberkühn in *Naïs* gefundenen Sporen (siehe Bütschli 1880—82 S. 590) Microsporidien waren.

Heidelberg, im Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

1907 Awerinzew, S.: Über Myxosporidien aus der Gallenblase der Fische. in: Zool. Anz. Bd. 31.

1908 —: Studien über parasitische Protozoen. I—VII. in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg. (Russisch mit deutschem Résumé.)

1880—82 Bütschli, O.: Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 1 u. 2.

1892 Henneguy et Thélohan: Myxosporidies parasites des muscles chez quelques crustacés décapodes. in: Ann. Micrograph. Paris V. 4.

1904 Hesse, Edm.: Sur le développement de Thelohania legeri Hesse. in: Ann. de l'Univ. de Grenoble und C. R. Soc. Biol. Paris V. 57 p. 571—572.

1905 —: Sur Myxocystis mrázeki Hesse, microsporidie parasite de Limnodrilus hoffmeisteri Clap. in: Ann. de l'Univ. de Grenoble und C. R. Soc. Biol. Paris V. 58 p. 12—13.

1862 Keferstein: Über parasitische Pilze aus Ascaris mystax. in: Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 11.

1908 Keysselitz: Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. I. u. II. Teil. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

1892 Korotneff: Myxosporidium bryozoides. in: Zeitschr. wiss Zool. Bd. 53.

1897 Lenssen: Sur la présence de sporozoaires chez un rotateur. in: Zool. Anz.

1907 Léger et Hesse: Sur une nouvelle Myxosporidie parasite de la sardine. in: Ann. de l'Univ. de Grenoble und C. R. Acad. Sc. Paris.

1906 Mercier, L.: Phénomène de sexualité chez Myxobolus pfeifferi. in: C. R. Soc Biol. T. 60 p. 427.

1908 —: Sur le développement et la structure des spores de Thelohania giardi Henneguy. in: C. R. Acad. Sc. Paris.

1897 Mrázek, A.: Über eine neue Sporozoenform aus Limnodrilus. in: Sitz.-Ber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss., mathem.-naturwiss. Klasse, Jahrg. 1897.

1900 —: Sporozoenstudien. II. Glugea lophii Dofl. Ibid. Jahrg. 1899.

1904 Pérez, Ch.: Microsporidies parasites des Crabes d'Arcachon (Note préliminaire). in: Bull. de la Station d'Arcachon Ann. 8 p. 1—22. (Die Arbeit konnte ich mir nicht beschaffen; sie war mir nur aus Referaten bekannt.)

1906 Perrin, W. S.: Observations on the structure and life-history of Pleistophora periplanetae Lutz and Splendore. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 49 Part IV.

1907 Schröder, O.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. in: Verhandl. Naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 8.

1907 —: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa labrazesi (Laveran et Mesnil). in: Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

1902 Stempell, W.: Über Thelohania mülleri L. Pfr. in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 16.

1904 —: Über Nosema anomalum Monz. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

1907 —: Die Pebrine-Krankheit der Seidenraupe. in: Sitz.-Ber. Med.-naturw. Ges. zu Münster.

1904 Zuelzer, M.: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Tafelerklärung.

Die Figuren wurden mit Benutzung einer Zeiss'schen Apochrom.-Immersion 2 mm und Comp.-Ocularen gezeichnet. Die Figuren 1—4 und 47—60 sind in 1000facher, 5—46 in 2000facher Vergrößerung dargestellt.

Fig. 1. Bindegewebszelle mit reifer Cyste und zwei Schizonten (*sch*).

Fig. 2. Bindegewebszelle mit isolierten Sporen und drei Schizonten (*sch*).

Fig. 3 u. 4. Muskelzellen mit zahlreichen Schizonten.

Fig. 5—20. Stadien der Schizogonie.

Fig. 21—41. Stadien der Sporogonie.

Fig. 42—46. Sporen in verschiedener Ausbildung.

Fig. 47. Bindegewebszelle mit zwei reifen Cysten.

Fig. 48. Schnitt durch eine 100 μ große Cyste. Dieselbe enthielt außer reifen Sporen und Stadien der Sporogonie, von denen die jüngsten an der Peripherie liegen, noch vereinzelte Schizonten (*sch*) und die degenerierenden Kerne (*k*) der Wirtszellen.

Fig. 49. Bindegewebszelle mit vereinzelten reifen Sporen.

Fig. 50—60. Verschiedene Stadien ihrer Natur nach unbekannter Zelleinschlüsse.

Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H.

II. Teil.

Von

A. Borgert, Bonn.

(Hierzu Tafel XI—XVII und 21 Textfiguren.)

Vorbemerkungen.

Im Gegensatz zu den anderen großen monozoen Radiolarienformen, wie beispielsweise den Colliden, die sich als ein sehr günstiges Objekt für die Untersuchung ihrer Fortpflanzungsverhältnisse erweisen,[1]) stellen die Tripyleen in dieser Beziehung ein ganz besonders sprödes Material dar. Das haben alle ihre Untersucher erfahren müssen, von Haeckel und Hertwig an bis auf ihren neuesten Bearbeiter V. Haecker, der wiederholt Gelegenheit nahm,

[1]) Schon bei einer kleinen Zahl von Thalassicollen, die ich als Vergleichsobjekt schnitt, konnte ich recht verschiedene Stadien der Fortpflanzung beobachten. Ähnlich vorteilhaft liegen offenbar die Verhältnisse bei den mit einer festen Gitterschale ausgestatteten, nach V. Haecker's Untersuchungen (1904, 1907 b) auch zu den Colliden zu stellenden Orosphaeriden. Dies läßt der Umstand erkennen, daß die Haecker'schen Beobachtungen über die Schwärmerbildung von *Oroscena* einer brieflichen Mitteilung des genannten Forschers zufolge schon an etwa 40 Schnittserien möglich waren, wobei das „Differenzierungsstadium" im ganzen siebenmal, die anderen wichtigeren Zustände in je drei Fällen gefunden wurden. Daß bei Thalassicollen auch eine Weiterzüchtung im Laboratorium möglich ist, ist der Untersuchung höchst förderlich.



diese Tatsache zu betonen. Selbst die umfangreichen Sammlungen der großen Expeditionen, des „Challenger“, des „National“ und der „Valdivia“ vermochten für die Lösung fortpflanzungsgeschichtlicher Fragen an Tripyleen nur ein äußerst bescheidenes Material beizusteuern. So ist es denn auch nicht sonderlich zu verwundern, wenn seit dem Erscheinen des I. Teiles meiner Untersuchungen an *Aulacantha* (1900), in welchem ich von den verschiedenen Arten der Fortpflanzung, die ich bei dieser Form feststellen konnte, ausführlicher die unter mitotischer Kernvermehrung vor sich gehende Teilung behandelte, keine Arbeit erschienen ist, die unsere Kenntnisse in der vorliegenden Frage durch neue Beobachtungen wesentlich gefördert hätte.

Es kamen dagegen ein paar schon früher von mir beobachtete Entwicklungszustände inzwischen auch anderen Forschern zu Gesicht. So fand Immermann (1904) unter konservierten Aulacanthen aus dem Golf von Neapel jenes in meinen vorläufigen Mitteilungen (1896a, p. 311; 1896b, p. 195) bereits erwähnte Stadium, in welchem die Centralkapsel fehlt und man „den Hohlraum des Skelets mit zahlreichen vielkernigen Kügelchen erfüllt“ findet. Hinsichtlich der Anerkennung dieses Zustandes als Vorstadium der Schwärmerbildung, was es sicher ist, scheint Immermann noch stark mit sich im Zweifel gewesen zu sein. Auf die Immermann'schen Ausführungen und namentlich auf die Darstellung meiner Befunde bei ihm werde ich in dem die Schwärmerbildung behandelnden Kapitel noch zurückzukommen haben.

Von sonstigen einschlägigen Angaben ist hauptsächlich nur noch die Beobachtung des Tochterplatten-Stadiums bei *Castanidium variabile* durch V. Haecker zu erwähnen, das in allem Wesentlichen mit dem von *Aulacantha* übereinstimmt. Der genannte Autor unterzog sich auch der Mühe, die Chromosomen einer der Platten zu zählen. Er konnte dabei für die genannte Art ähnliche Zahlenverhältnisse feststellen, wie ich sie für *Aulacantha* konstatierte, indem er die Menge der Chromosomen auf 1500—1600 angibt (vgl. 1906b, p. 62—63, 1907b, p. 76). Außerdem finden wir bei Haecker (1907b) noch kurze Notizen über die Gestalt der Doppelchromosomen in den Prophasen der Teilung.

Gegenstand des hier vorliegenden II. Teiles meiner Arbeit sollen Untersuchungen über die übrigen bei *Aulacantha* vorkommenden Formen der Fortpflanzung bilden, also vor allem die unter amitotischer Kernhalbierung vor sich gehende Teilung und die Schwärmerbildung.

Zuvor habe ich jedoch noch über eine besondere Art der Fortpflanzung zu berichten, bei der die Kernteilung in gewisser Beziehung ein Mittelding zwischen Mitose und direkter Kernvermehrung darstellt. Da eins der augenfälligsten Merkmale des Vorganges in dem Auftreten einer Furche besteht, die in der Teilungsebene von außen her in das Kerngebide einschneidet, so möchte ich den ganzen Prozeß kurz als „Kernfurchung“ bezeichnen.

Außerdem wurde noch eine andere Teilungsart beobachtet, bei der eine merkwürdige Umgestaltung des Kernes zur Entstehung eines zweiteiligen manschettenartigen Gebildes führt. Ich wende in diesem Falle deswegen die Bezeichnung „Manschettenform“ des Kernes an. Auch diese Stadien stehen wie die der Kernfurchung in engster Beziehung zur Mitose, insofern, als die vorbereitenden Phasen die gleichen wie bei der indirekten Kernteilung sind, und es hier ebenfalls zur Ausbildung fadenförmiger Chromosomen kommt.

Aus diesem Grunde mögen denn die mit Kernfurchung einhergehenden Teilungserscheinungen und die unter Bildung der Manschettenform des Kernes sich abspielenden Fortpflanzungsvorgänge zunächst und im Anschluß an die mitotische Teilung des *Aulacantha*-Kernes behandelt werden.

B. Zweiteilung mit Kernfurchung.[1])

(Hierzu Taf. XI, Fig. 8 bis 11; Taf. XII, Fig. 12 bis 23.)

a) Der Furchungsvorgang und die Trennung der Kernhälften.

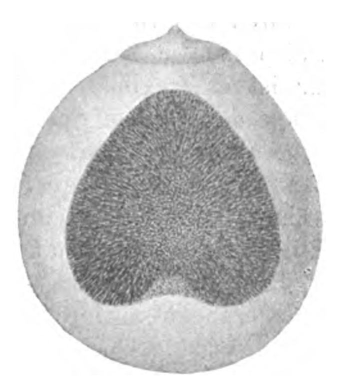
Unter den Zuständen, die der Bildung der Äquatorialplatte nahe voraufgehen (vgl. Teil I, Textfig. C bis G), nämlich jenen Stadien, in denen der Kern ein bereits abgeflachtes Gebilde darstellt, das aber noch von größerer, zudem ungleichmäßiger Dicke ist und in welchem ferner die Chromosomen auch noch nicht die typische parallele Lagerung eingenommen haben, wie sie das Äquatorialplatten-Stadium auszeichnet, trifft man gelegentlich besonders ge-

[1]) Einige kurze Andeutungen über die hier ausführlicher geschilderte Art der Kernteilung brachte bereits meine vorläufige Mitteilung (1896a, p. 310); ebenso wies ich im Teil I meiner Arbeit (p. 213) auf das Bestehen dieses besonderen, der Mitose nahestehenden Teilungsmodus hin.

staltete, in der Flächenansicht ausgesprochen herzförmige Kerngebilde, bei denen das zugespitzte Ende der Chromatinmasse nach dem oralen Pole gerichtet ist, während sich die breitere Hälfte der aboralen Seite der Centralkapsel zugewendet findet (vgl. Textfig. A und B).

Betrachtet man den Kern dieser Stadien nach einer Drehung um 90° von der schmaleren Seite her, so bemerkt man, daß auch in dieser Ansicht der aborale Teil meist deutlich gegenüber dem oralen verbreitert ist (vgl. Textfig. C), doch ist die Dicke der centralen und der Randpartien weniger verschieden als bei den vorerwähnten, dem mitotischen Teilungsmodus angehörenden Kernzuständen, bei denen der äußere Rand dünner als die Mitte ist (vgl. Teil I, Taf. XIV Fig. 8). Infolgedessen zeigen die hier in Rede stehenden Kernstadien im Querschnitt eine mehr rechteckige Form (siehe Taf. XI Fig. 9).

Das charakteristischste Merkmal für den beginnenden Prozeß der Kernfurchung ist jedoch das Auftreten einer kleinen Einbuchtung oder Höhlung in der Mitte der aboralen Fläche des Chromatinkörpers, die sich in das Innere desselben vorwölbt, während die äußere Begrenzungslinie des Kernes am gleichen Orte nur eine schwache konkave Biegung aufweist (Textfig. A).


Fig. A.

Die Untersuchung des feineren Baues ergibt, daß auch in den vorliegenden Fällen der Kern aus fadenförmigen Chromatinelementen besteht, die zwar größtenteils geschlängelt sind oder verschiedene Haken- und Schleifenform besitzen, die im wesentlichen aber doch eine radiäre Orientierung aufweisen, so daß sie in der Hauptsache senkrecht zur Kernoberfläche gerichtet liegen. Wie bei den der Bildung der Äquatorialplatte voraufgehenden Zuständen (vgl. Teil I, Taf. XIV Fig. 8 und 9) finden wir auch hier wiederum die centralen Partien des Kernes von kleineren Chromatinpartikelchen erfüllt. Eine Kernmembran ist auf diesem Stadium wie auch späterhin stets als feines Häutchen sichtbar. Ich verweise bezüglich dieser Einzelheiten auf Taf. XI Fig. 9, die einen Querschnitt durch die Mitte eines allerdings schon ein wenig weiter entwickelten Kernes, als ihn Fig. A zeigt, wiedergibt. Fig. 8 stellt einen Schnitt durch dieselbe Centralkapsel, aber näher dem aboralen Pole dar.

So sehen wir denn auf diesem Punkte das zur Kernfurchung hinführende Stadium von den auf den ersten Blick nicht unähnlichen Zuständen vor Bildung der Äquatorialplatte, wo die Chromosomen zunächst wirr durcheinander geschlungen sind, später aber parallel zueinander den linsenförmigen Kern quer durchziehen, schon durch die abweichende Lagerung der Chromatinfäden gut unterschieden.

Ein anderer bedeutungsvoller Unterschied zwischen den die Mitose vorbereitenden Kernzuständen und den Stadien der Kernfurchung besteht noch darin, daß sich die Chromosomen der letzteren nicht im Zustande der Längsspaltung befinden, sondern sie erweisen sich als einfache Fäden und dieser Zustand bleibt, wie ich hier schon hervorheben will, auch in allen späteren Stadien der Entwicklung erhalten. Es kommt also bei der Kernfurchung die für die mitotische Kernvermehrung bei *Aulacantha* charakteristische zweite Längsteilung der Chromosomen in Fortfall.[1])

Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß die Reihe der Kernfurchungsstadien mit dem Beginn der Abflachung des Kernes, wie sie bei der Bildung des zweiten Knäuels zu beobachten ist, ihren Ursprung nimmt und daß bis zu diesem Punkte die Vorstadien für die Mitose und für die Kernfurchung die gleichen sind. Nur ist es fraglich, ob die sonst schon sehr frühzeitig erfolgende Anlage der zweiten Spaltung der Chromosomen im letzteren Falle von Anfang an überhaupt unterbleibt, oder ob sie zwar angelegt, aber wieder rückgängig gemacht wird. Da die Stadien der Kernfurchung äußerst selten sind, so ist es nicht leicht, in diesem Punkte völlige Klarheit zu schaffen.

Bald erfahren nun die Stadien der Kernfurchung so deutliche Veränderungen in ihrem Aussehen, daß man sie nicht mehr mit den zunächst recht ähnlichen Zuständen des mitotischen Teilungsmodus verwechseln kann. Die anfangs (Textfig. A) nur minimale Einstülpung in der Mitte der aboralen Fläche des Kernes, in die das Endoplasma in Gestalt eines kleinen Knopfes oder Pfropfens hineinragt, vergrößert sich im Verlaufe der weiteren Vorgänge mehr und mehr. Auf diese Weise entsteht zunächst ein Stadium, wie es in Fig. B und C in verschiedener Orientierung zur Darstellung gebracht ist. Neben der Vergrößerung der inneren Einstülpung

---

[1]) Daß in diesem Punkte eine Täuschung leicht möglich ist, erwähnte ich schon früher (Teil I p. 217). Das Fehlen der zweiten Spaltung konnte für die Kernfurchung jedoch mit Sicherheit konstatiert werden.

sehen wir am gleichen Orte auch äußerlich eine stärkere Einbuchtung an der Wandung des Kerngebildes auftreten. Da die innere Höhlung sich in stärkerem Maße vergrößert als die Einbuchtung an den äußeren Seitenflächen, so bleibt die innere Vertiefung nach den Flächen hin jederseits durch eine dünnere Schicht



Fig. B.

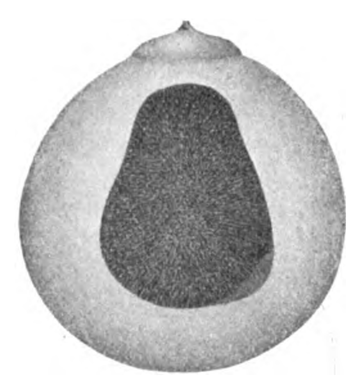


Fig. C.

aus nebeneinanderliegenden Chromatinfäden abgeschlossen, die oberflächlich die beiden dicken, gekrümmten Fortsätze der aboralen Kernhälfte miteinander verbindet.

Ein etwas späteres Entwicklungsstadium führen uns die Textfiguren D und E vor Augen. Auch in diesem Falle ist die gleiche Centralkapsel in zwei verschiedenen, um 90° von einander abweichenden Lagen dargestellt. Die innere Einstülpung hat weiter an Höhe

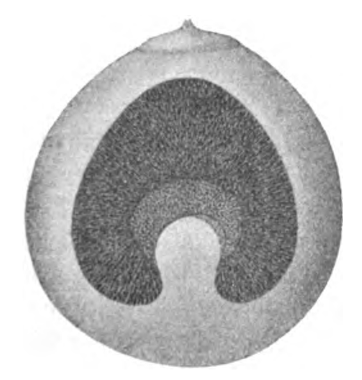


Fig. D.

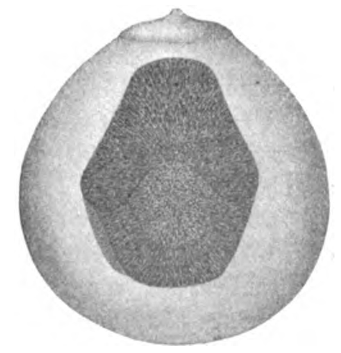


Fig. E.

und gleichzeitig auch an Breite zugenommen und ebenso hat sich die Einbuchtung an den seitlichen Randpartien stärker vertieft. Die äußere Form des ganzen Kernes hat sich dabei ebenfalls etwas ver-

ändert, insofern, als die größte Dicke des Kernes, die bis dahin die aborale Hälfte auszeichnete, sich jetzt in die mittlere Region verlegt zeigt.

Zu den geschilderten Prozessen, die im weiteren Verlaufe des Vordringens der inneren Höhlung das Chromatin auf eine immer dünner werdende Hüllschicht zurückdrängen (Textfig. F, G und H) gesellen sich andere wichtige Veränderungen der Kernform hinzu.

An der oralen Seite der Wandung der Kernhöhlung beginnt eine Verdickung oder, wie die Querschnitte durch dieses Stadium richtiger erkennen lassen, eine Scheidewand aufzutreten (Textfig. F), die zur Entstehung zweier kleinerer, mit lockeren feineren Chromatinpartikelchen erfüllten Ausbuchtungen an der großen centralen Höhlung führt. Die Scheidewand liegt in einer zu den herzförmigen Seitenflächen des Kernes parallelen Fläche, erscheint also bei einer Orientierung, wie sie Fig. F zeigt, von der Kante her gesehen. Außerdem bemerkt man, wie die Ränder des Hohlraumes an der Stelle, wo der Kern seine größte Dicke hat, sich nach innen einzukrümmen anfangen, sowie ferner, daß die orale Partie des Kernes weiterhin an Dicke zugenommen hat. Auch die beiden dicken aboralen Lappen des Kernes haben ihre Gestalt etwas verändert, sie sind im ganzen noch breiter geworden und die freie aborale Kante hat nicht mehr die starke konvexe Krümmung wie früher (Fig. C), sondern sie zeigt einen mehr geradlinigen Verlauf.

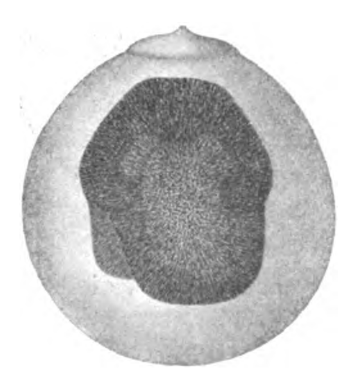


Fig. F.

Alle Einzelheiten des feineren Baues treten deutlicher an den Querschnitten zutage, wie sie in den Figuren 12 bis 15 auf Tafel XII abgebildet sind.

Der erste Schnitt der Reihe (Fig. 12) entstammt der oralen Partie der Centralkapsel und zwar der Region, wo die beiden Ausbuchtungen an der inneren Höhlung des Kernes als getrennte Bildungen auftreten. Ringsum sieht man die Chromosomen als teils geschlängelte, teils haken- oder schleifenförmige Fäden in radiärer Anordnung gelagert. Die Mitte der Figur zeigt die Scheidewand im Schnitt. Auch sie besteht aus dicht nebeneinander angeordneten Fadenstücken, die im wesentlichen senkrecht zu den Seitenflächen orientiert sind.

Was an dem Totalpräparat nicht bemerkbar war, ist hier gut zu erkennen, nämlich die Anlage einer den Kern äußerlich in der Ebene der Scheidewand von der oralen Seite her umgreifenden Furche. Sie ist in der Figur am unteren Rande des Kernes sehr deutlich und gleichfalls an dem zweiten abgebildeten Schnitt an beiden entsprechenden Stellen nicht zu übersehen.

Der Querschnitt, den Fig. 13 darstellt, gehört ebenfalls noch der oralen Kernhälfte an, er würde bei Texfig. F eben unterhalb der Verdickung der oralen Wandung zu suchen sein. Die Mitte des Schnittes zeigt eine viereckige Stelle, die frei von Chromatin ist, während ringsum bis an die Fadenschicht der Zwischenraum durch ein lockeres Gewirr kleinerer Chromatinelemente erfüllt ist. Die Scheidewand ist in dieser Gegend nur in ihrer ersten Anlage am Rande erkennbar; dort, wo die Furche einschneidet, sieht man die Fadenstruktur mehr in das Innere vordringen.

Der in Fig. 14 abgebildete Schnitt liegt etwa gerade in der Mitte des Kernes. Es ist die Stelle, an der sich die Außenwand nach innen einkrümmt. Der viereckige Innenraum ist hier noch ringsum durch Chromatinmassen begrenzt. Der weiterhin als zweitnächster folgende Schnitt der Serie zeigt an der linken Seite, an der auch an dem vorliegenden Bilde der Kontur stark eingebuchtet ist — die Schnittrichtung war etwas schief zur Hauptachse ausgefallen — schon eine Unterbrechung der Kernwand. Die äußere Furche ist nur noch andeutungsweise durch die eingezogene Umrißlinie und die etwas weiter ins Innere vortretenden Chromatinfäden bezeichnet.

Das vierte Bild (Fig. 15) stellt einen Querschnitt durch die beiden Lappen der aboralen Kernhälfte dar. Die seitlichen Ränder der leicht gebogenen flachen Gebilde sind schwach nach innen gekrümmt. Die feinere Struktur entspricht den vorerwähnten Schnitten durch das Stadium: nach außen zu nebeneinander gelagerte längere Fäden, im Innern eine Schicht kleinerer locker liegender Chromatinpartikelchen.

Betrachten wir einen etwas späteren Entwicklungszustand (Textfig. G), so sehen wir, daß jetzt die lappenartigen Fortsätze des Kernes sich gegeneinander krümmen, so daß sie sich mit ihrem freien aboralen Rande gegenseitig zu nähern beginnen.

Bei der gleichen Centralkapsel können wir, nachdem wir sie um 90° um die Hauptachse gedreht haben (Textfig. H), am oralen Pole des Kernes eine Einschnürung erkennen entsprechend derjenigen, wie wir sie schon an den Schnitten durch das voraufgehende Stadium konstatierten, jedoch bedeutend kräftiger als dort. Sie verläuft, wie

in jenem Falle, an der Kernoberfläche nach der aboralen Seite hin und macht sich auch bereits an der aboralen Begrenzungslinie des Kernes durch eine leichte konkave Einsenkung des Konturs bemerkbar.



Fig. G.

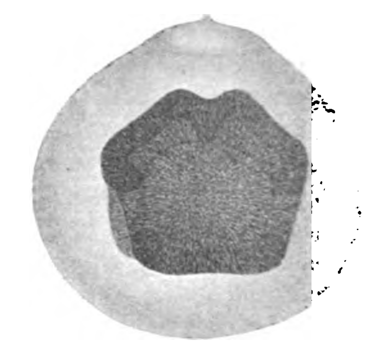


Fig. H.

Außerdem hat auch die Dicke des Kernes weiter zugenommen. wobei der größte Durchmesser sich noch mehr nach dem oralen Pole hin verlagert hat (vgl. Fig. C, E, F).

Von sonstigen Veränderungen ist als bedeutsamer Fortschritt die Vergrößerung der sich vorher nur als eine leichte Vorwölbung im optischen Schnitt (vgl. Fig. F) kennzeichnenden Scheidewandanlage hervorzuheben, die jetzt als deutliche Kante in den Innenraum vorzuragen und diesen in zwei Teile zu zerlegen beginnt. Jederseits des Vorsprunges sehen wir die schon vorhin erwähnte, jetzt aber größer gewordene, infolge der sie erfüllenden kleineren und lockerer gelagerten Chromatinteilchen heller erscheinende Kernpartie.

In den Totalbildern konnten natürlich nicht alle Einzelheiten zur Anschauung gebracht werden, ich war der Übersichtlichkeit der Figuren wegen vielmehr genötigt, mich darauf zu beschränken, außer den äußeren Formen von Verhältnissen des inneren Baues nur das anzudeuten, was an dem optischen Längsschnitt zu sehen ist. So mußte ich mir unter anderem auch versagen, den weiteren Verlauf der Scheidewandanlage, die in der Ebene der äußeren Furche bügelartig die innere Höhlung umgreift und sich beiderseitig in die Lappen der aboralen Kernhälfte hinein fortsetzt, in die Figuren einzuzeichnen. Die Abbildungen von Querschnitten durch die verschiedenen Regionen des Kernes zeigen alle diese Dinge klarer, als es in Totalbildern zur Anschauung zu bringen gewesen wäre.

Ein Querschnitt durch die Centralkapsel in der Höhe der äußersten oralen Kernpartien, auf dessen Wiedergabe ich hier allerdings unter Hinweis auf die Totalfigur H verzichten möchte, weist für diesen Teil schon zwei getrennte Kernhälften auf. An einem etwas tiefer liegenden Schnitt (Fig. 16) tritt das Einschneiden der äußeren Furche sehr deutlich in die Erscheinung. Außerdem macht sich an der Scheidewand bei genauerer Betrachtung der erste Beginn einer Spaltung bemerkbar; man sieht, wie die Chromosomen in diesem Teile anfangen, sich in zwei Schichten zu sondern, indem sie nach den Seiten auseinanderweichen und die Mitte freigeben. Endlich ist auch noch die Verdickung des Kernes in der Richtung der Querachse, die an den tieferen Schnitten noch auffallender wird. gegenüber den entsprechenden Schnitten des voraufgehenden Stadiums hervorzuheben.

Ein zweiter aus der gleichen Serie abgebildeter Schnitt (Fig. 17), der etwa der Mitte der oralen Kernhälfte entstammt, zeigt insofern besondere, von der Totalfigur H in etwas abweichende Verhältnisse, als hier nicht ein einheitlicher Innenraum vorhanden ist, dieser vielmehr von zwei die gegenüberliegenden Seiten miteinander verbindenden Brücken aus Chromatinteilchen durchsetzt und dadurch dreiteilig geworden ist. Die mittlere Scheidewand ist in dieser Gegend noch nicht vollständig, sie ist aber als nach innen stark vorspringende Kante in der äußeren Schicht der fadenförmigen Chromosomen angelegt. Nicht minder markant finden wir hier, wie auch an den späteren Schnitten (Fig. 18 u. 19), die Oberflächenfurche ausgebildet.

Im einfacheren, der Textfigur H genauer entsprechenden Falle zeigt der Kern ähnlich wie bei dem voraufgehenden Entwicklungszustand einen ungeteilten, nach der aboralen Seite hin an Größe zunehmenden Innenraum, der keinerlei größere Vorsprünge an der Wandung besitzt und in seinen weiteren Partien infolgedessen eine annähernd rechteckige Gestalt aufweist. Der Innenraum ist ringsum von feiner verteilten Chromatinmassen umgeben, die hier lockerer, dort dichter gelagert, nach außen zu von radiär gestellten Fäden umschlossen sind, in ähnlicher Weise, wie diese Verhältnisse im übrigen auch an Fig. 17 zutage treten.

Wo in der Mittelregion des Kernes die beiden aboralen Lappen sich zu trennen beginnen, hat der Kern auf dem Querschnitt das Aussehen wie in Fig. 18. Einen Schnitt aus dem aboralen Teil mit schon völlig voneinander getrennten Fortsätzen gibt Fig. 19 wieder. Die Ränder der Lappen, rechts und links in den Figuren, sind stärker eingekrümmt als vorher. Der Unterschied des für die

Abbildungen benutzten Individuums von dem anderen geschnittenen Exemplar macht sich nur durch das Vorhandensein abgerundeter oder kantenartig beiderseitig der Scheidewandanlage nach innen vorspringender Verdickungen der aus kleineren Chromatinteilchen gebildeten Innenauskleidung geltend, die den oben erwähnten Chromatinbrücken im oralen Teile desselben Kernes entsprechen.

Im Verlaufe der Weiterentwicklung nähern sich nun die freien aboralen Ränder der beiden breiten Kernlappen immer mehr, um schließlich in der Mittellinie miteinander zu verschmelzen. Zur selben Zeit hat sich auch die Verdickung der Kernwandung zu einer durchgehenden Scheidewand vervollständigt, die die innere Höhlung in zwei gesonderte Räume zerlegt. Die letzteren stehen durch je eine runde Öffnung, wie sie der Zusammenschluß der Kernränder unterhalb der Einbuchtung bedingt, mit ihrer Umgebung in Kommunikation.

Da mit der Vervollständigung der inneren Scheidewand auch gleichzeitig eine Spaltung derselben in zwei Schichten sich anlegt, so haben wir auf diesem Stadium statt des ursprünglichen einfachen Mutterkernes bereits zwei junge Tochterkernanlagen vor uns, die sich zur Erreichung ihrer Selbständigkeit innerhalb der Centralkapsel nur noch durch Auseinanderrücken voneinander zu trennen brauchen.



Fig. J.

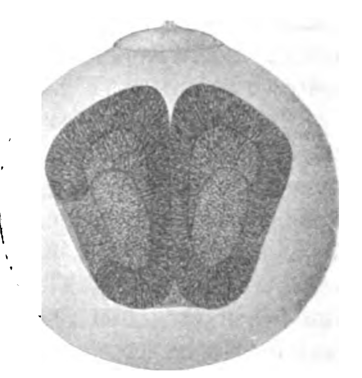


Fig. K.

Der hier geschilderte Zustand ist in den Textfiguren J und K bei verschiedener Lage der Centralkapsel zur Darstellung gebracht. Bei Fig. J sieht man von der Fläche her auf die eine der beiden großen runden Öffnungen, unter der die Ränder schon fast zur Berührung gekommen sind. Den Hintergrund der nach vorn gelegenen Höhlung, in die man durch die Öffnung hineinblickt, bildet die die

beiden Kernkammern gegeneinander abgrenzende Scheidewand. Infolge einer leichten seitlichen Drehung des Objektes ist links in der Figur der äußere Rand der nach hinten gelegenen Kernhälfte sichtbar.

Instruktiver noch als Fig. J ist Fig. K; hier bieten sich die Kernhälften von der ursprünglich schmalen Seite gesehen dar. Man erkennt den erheblichen Fortschritt gegenüber dem Stadium der Fig. H: die Ausbildung einer vollständigen Mittelwand, zwischen deren beide Schichten als scharf und tief einschneidende Trennungsmarke die Oberflächenfurche vordringt. Am oralen Pole sind die Kernhälften bereits völlig isoliert, während an der aboralen Seite noch die getrennten Lappen in etwas modifizierter Form bestehen.

Auch von diesem Entwicklungszustande gelang es mir, gute Schnitte zu erhalten. Fig. 20 Taf. XII zeigt einen Querschnitt durch die orale Kuppe des zweiteiligen Kerngebildes. Jede Hälfte besitzt ihre gesonderte, aus radiär gestellten Chromosomen gebildete Außenwand, die einen von lockerer gelagerten Chromatinteilchen erfüllten Raum umschließt. Als Reminiszenz an den ursprünglichen Zustand vor der Trennung erscheinen nur noch vereinzelte unregelmäßig gelagerte Chromatinabschnitte in der Teilungsebene zwischen den beiden Schichten der Scheidewand.

Das nächste Bild der Reihe (Fig. 21) führt uns einen Querschnitt durch den breitesten Teil der oralen Kernpartie vor Augen. Entsprechend der Totalabbildung sehen wir auch hier zwei vollständig geschlossene Hälften, ringsum mit radiär angeordneten Chromosomen, die centralen Partien durch feinere Chromatinmassen ausgefüllt. Die Trennungsebene in der Scheidewand ist zwar nicht völlig so deutlich wie in dem vorigen Schnitt, aber immerhin gut erkennbar.

Die Abbildung 22 zeigt uns den aboralen Teil mit den Kernkammern und ihren seitlichen beiden Öffnungen im Schnitt. Die freien äußeren Kernränder sind nach innen gebogen. Durch das Fehlen des Zusammenschlusses an den Seitenflächen und das tiefe Einschneiden der Außenfurche kommt eine X-förmige Figur zustande. Die Wandung weist überall deutliche Fadenstruktur auf, die feineren Chromatinmassen fehlen als Innenauskleidung in dieser Partie. Die zwei Schichten der Mittelwand finden wir auch hier auf dem Wege zur Trennung.

Im äußersten aboralen Teile bietet der Kernquerschnitt das in Fig. 23 wiedergegebene Aussehen. Die Lappen sind noch eben

getrennt; von der Scheidewand erblickt man in dem Raum zwischen ihnen einige kurze Chromatinfäden. Die in dieser Partie im wesentlichen senkrecht zur Ebene des Messers stehenden Chromosomen der Kernhälften zeigen sich auf dem Schnittbilde als kleine dicht gelagerte Chromatinpartikelchen. Die kräftig einschneidende Oberflächenfurche läßt die beiden Chromatinmassen winkelartig gebogen oder zweiteilig erscheinen.

Den Querschnitten durch die verschiedenen Kernregionen will ich auch noch einen Längsschnitt durch eine Centralkapsel im gleichen Stadium hinzufügen. Die Schnittrichtung ist so gewählt, daß sie senkrecht zur Fläche der Scheidewand steht. Der abgebildete Schnitt Taf. XI Fig. 10 ist kein genau medianer, sondern es wurde mit Rücksicht auf die im aboralen Teil noch unvollständig ausgebildete Scheidewand ein dicht neben der Mitte gelegener Schnitt ausgewählt.

Da die allgemeinen Verhältnisse des Kernbaues durch die voraufgegangenen Darstellungen zur Genüge klargelegt sein dürften, so will ich mich in diesem Falle darauf beschränken, auf die feinere Struktur der Scheidewand und die Art ihrer Spaltung hinzuweisen. Was ich bei Besprechung der Querschnitte schon andeutete, sieht man hier noch klarer vor sich, nämlich das Voraufeilen des Trennungsvorganges in der Nähe der Kernpole, besonders an der oralen Seite, und den weniger schnellen Fortschritt des Prozesses in den Partien der Mitte.

Es wurde bereits bemerkt, daß mit der fortschreitenden Vervollständigung der Scheidewand stets auch schon ihre Spaltung zur Anlage kommt. Eine einfache ungeteilte Bildung der Art sah ich in keinem Falle, wie sich auch in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung bereits eine Andeutung der beginnenden Teilung in der Lagerung der Chromosomen bemerkbar macht.

Nachdem die Tochterkernanlagen die zuletzt geschilderte Stufe der Ausbildung erreicht haben, trennen sie sich, sie rücken nach entgegengesetzter Richtung voneinander ab. Es scheint jedoch, als ob es sich im vorliegenden Falle nur um ein geringes Auseinanderweichen handelt, das schon nach kurzer Wanderung zum Stillstand kommt. Leider liegt mir von dieser spätesten Entwicklungsstufe nur ein einziges Exemplar vor. Ich hatte dasselbe ganz im Anfang meiner Untersuchungen schon geschnitten, ohne zu ahnen, daß das Stadium einer besonderen, von der gewöhnlichen mitotischen getrennten Entwicklungsreihe angehöre. Die betreffende Centralkapsel wurde in Längsschnitte, die senkrecht zur Teilungsebene gerichtet

waren, zerlegt, doch fiel die Schnittrichtung etwas schief aus. In Fig. 11 Taf. XI habe ich einen medianen Längsschnitt abgebildet. Die Hauptöffnung am oralen Pole ist in der Mitte getroffen, die beiden jungen Tochterkerne erscheinen infolge der schiefen Orientierung beim Schneiden etwas ungleich in der Größe.

Was zunächst hervortritt, ist die Zunahme des Umfanges der Centralkapsel. Sie ist um so augenfälliger, als die geringe Größe der Centralkapsel für diese Entwicklungsreihe bis zur Teilung des Kernes geradezu ein besonderes Charakteristikum ist. Bemerkenswert ist auch noch die geringe Verlängerung des Durchmessers in der Richtung der auseinanderweichenden Kerne.

Bezüglich der Kerne selbst ist festzustellen, daß sie in ihrer äußeren Form sich bereits abzurunden begonnen haben. Die ursprünglich ebenen Flächen, mit denen die Kerne sich berührten, haben sich schon gewölbt[1]) und die von außen her in die beiden Kernkammern führenden Öffnungen sich durch näheren Zusammenschluß der Ränder verkleinert. Ebenso haben auch die Höhlungen selbst an Größe abgenommen. Nicht nur sehen wir, daß sich die radiären Fäden der Außenschicht mehr in die Länge streckten, auch die kleineren Chromatinteilchen, die bei dem voraufgehenden Stadium nur den oralen Teil des Kerninnern erfüllten, haben dadurch, daß sie sich in dicker Schicht gleichmäßiger über die Innenfläche verlagerten, zu der Verringerung der Einstülpung beigetragen.

Daß während aller sich an dem Kern abspielenden Veränderungen die Membran desselben erhalten bleibt, wurde schon weiter oben bemerkt. An dieser Stelle ist nur noch zu erwähnen, daß die jungen Tochterkerne sich ringsum von einer Membran umschlossen zeigen, die mit dem tieferen Einschneiden der Oberflächenfurche auch an den Trennungsflächen der Kernhälften zur Ausbildung kommt.

Ehe ich auf die Frage nach den abschließenden Vorgängen des Teilungsprozesses und die Beziehungen der hier geschilderten Kernvermehrung zu den anderen Fortpflanzungsarten eingehe, habe ich noch einige Angaben über das Endoplasma und die Öffnungen zu machen.

---

[1]) Daß die Kerne in ihrer oralen Hälfte am weitesten auseinanderweichen, ist wohl nicht nur eine zufällige Erscheinung. Wie ich bemerkte, schreitet die Trennung der Kernhälften an der oralen Seite mit schnelleren Schritten als im aboralen Gebiete vor, sie wird sich am spätesten in den unterhalb der Mitte gelegenen Regionen vollziehen, wo auch die Kerne der Fig. 11 einander am meisten genähert sind.



b) Das Endoplasma.

Über das Verhalten des Endoplasmas bei den Stadien der Kernfurchung läßt sich in Kürze folgendes berichten. Es umhüllt ringsum den Kern und folgt allen seinen Formveränderungen, indem es vordringt, wo Einschnürungen oder Einstülpungen entstehen, andererseits zurückweicht, wo die Substanz des Kernes den Raum für sich beansprucht. So finden wir denn die zunächst einfache und kleine, späterhin größer und zweiteilig werdende Höhlung im Innern des Kernes ebensowohl von Teilen des Endoplasmas erfüllt, wie wir es in die äußere Furche eindringen oder den Raum zwischen den auseinanderrückenden Kernen einnehmen sehen,[1] nur macht sich an den vom Kern umschlossenen Partien eine weitaus schwächere Vacuolisierung bemerkbar. Die den Kern äußerlich umgebenden Teile weisen dagegen zunächst keinerlei besondere Eigentümlichkeiten auf (vgl. Taf. XI Fig. 8 u. 9). Das Endoplasma erscheint hier als einheitliche, von größeren und kleineren Vacuolen durchsetzte Masse, die nur unterhalb der Hauptöffnung und in der Umgebung der Parapylen gewisse Besonderheiten — Fehlen der Vacuolen, Auftreten lamellenartiger Bildungen resp. fibrillärer Differenzierungen — zeigt. Es sind dies die gleichen Strukturen, wie sie im allgemeinen bestehen und wie sie im I. Teil der Arbeit (p. 212) bereits besprochen wurden.

Bei dieser Gelegenheit will ich gleich noch bemerken, daß „bläschenförmige Einschlüsse“ (vgl. Teil I, p. 248 ff.) im Endoplasma bei Stadien der Kernfurchung nicht zur Beobachtung kamen.

In den ursprünglich bestehenden Verhältnissen tritt im übrigen eine Änderung ein, sobald an dem Kern die ersten Anzeichen der beginnenden Furchung sichtbar werden, also etwa auf dem Stadium, in dem sich die in Textfigur F abgebildete Centralkapsel befindet. Die Erscheinung, um die es sich hier handelt, ist an den betreffenden Schnitten (Taf. XII Fig. 12—15) gut zu beobachten. Sie zeigt sich in gleicher Deutlichkeit an den späteren Stadien, Querschnitt 16—19 und 20—23.

Während rings um den Kern sonst das Endoplasma sein gewohntes Aussehen, gute Färbbarkeit und mehr oder minder reichliche Vacuolisierung zeigt, sehen wir in der mittleren Ebene, in

[1] Daß sich an meinen geschnittenen Exemplaren gelegentlich infolge von Schrumpfung das Protoplasma streckenweise von der Kernmembran abgehoben hatte, sei als bedeutungslos nur nebenbei erwähnt.

der die Oberflächenfurche an dem Kern auftritt, und späterhin seine Durchteilung sich vollzieht, eine Schicht anders gearteten Protoplasmas erscheinen. Es fehlen demselben nicht nur die Vacuolen, sondern es zeichnet sich auch außerdem noch durch geringe Tingierbarkeit vor dem übrigen Endoplasma aus. Die in Rede stehende Protoplasmaschicht tritt entweder beiderseits bis unmittelbar an die Membran der Centralkapsel heran, an der sie gelegentlich noch eine Verbreiterung erfährt, oder es schiebt sich an der Innenseite der Membran noch eine dünne Lage gewöhnlichen stärker färbbaren Endoplasmas dazwischen. Die Grenze, wo die beiden Protoplasmaarten aneinander stoßen, wird nicht durch eine scharfe Linie bezeichnet, sondern sie ist infolge des Ineinandergreifens der beiden Substanzen weniger deutlich und bestimmt.[1])

In den inneren von dem Kern umschlossenen Protoplasmapartien konnte ich die Differenzierung einer entsprechenden Mittelschicht nicht mit Sicherheit erkennen. Da sich hier besondere Vorgänge abspielen, insofern, als es an diesem Orte weiterhin zur Ausbildung einer Chromatinwand kommt, so scheint es wohl möglich, daß in der angedeuteten Richtung eine Verschiedenheit zwischen den äußeren und inneren Endoplasmamassen besteht.

An den medianen Längsschnitten, wie sie auf Taf. XI Fig. 10 u. 11 dargestellt sind, gewährt das Auftreten der Mittelschicht im Endoplasma einen etwas anderen Anblick als an den Querschnitten. Auch hier können wir, wenigstens im oralen Teile, deutlich eine hellere Protoplasmapartie erkennen, die jedoch von sehr ungleichmäßiger Dicke ist, indem sie unter der Astropyle stark verbreitert erscheint und sich, schmäler werdend, gegen den Kernspalt hinzieht.

Zu erwähnen ist auch noch, daß man oftmals, namentlich in späteren Stadien (Taf. XI Fig. 10 und 11, Taf. XII Fig. 22) in das Protoplasma der Kernhöhlung eine Anzahl blasser als das Chromatin des Kernes gefärbter, kleinerer und etwas größerer Bröckchen eingelagert findet, die gelegentlich übrigens auch im äußeren Endoplasma auftreten können (Fig. 21).

Was nun noch die Bedeutung der endoplasmatischen Mittelschicht betrifft, so weist schon ihre Lage darauf hin, daß es sich bei derselben um eine die Teilung der Centralkapsel vorbereitende Differenzierung des Protoplasmas handelt. Ich habe jedoch ver-

---

[1]) Es sei hierzu bemerkt, daß auch bei der unter mitotischer Kernvermehrung sich vollziehenden Teilung eine Schicht schwächer färbbaren Protoplasmas in den äußeren Partien der Teilungsebene sichtbar ist (vgl. Teil I, Taf. 15 Fig. 13—16).



geblich innerhalb der helleren Schicht nach irgendwelchen als erste Anlage der späteren Trennungsmembran anzusehenden Bildungen gesucht, wie solche von mir bei vorgeschritteneren Tochterplatten-stadien beobachtet wurden (vgl. Teil I, p. 234).

c) Die Öffnungen der Centralkapselmembran.

Bezüglich der Öffnungen der Centralkapselmembran bieten die Stadien der Kernfurchung gewisse Besonderheiten dar, durch die sie sowohl von den Zuständen der mitotischen wie auch der direkten Kernteilung unterschieden sind. Ich spreche in diesem Falle von den Öffnungen in ihrer Gesamtheit. Betrachten wir dagegen die Astropyle zunächst allein, so finden wir bei der Kernfurchung ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Zweiteilung unter Mitose. Hier wie dort bleibt die Hauptöffnung bis zu den letzten Stadien ungeteilt und erst mit dem Zerfall der Mutterkapsel in die zwei Tochterkapseln wird auch die Astropyle in der Mitte halbiert. Ich verweise hierbei auf die Längsschnitte durch ein paar spätere Stadien der Kernfurchung Fig. 10 und 11 auf Taf. XI, die die Hauptöffnung noch als vollkommen einheitliches Gebilde zeigen und auf die etwa entsprechenden Teilungsbilder bei mitotischer Kernvermehrung (Teil I, Taf. XV, Fig. 15 ff.). Abweichende Verhältnisse bestehen, wie wir sehen werden, bei der Zweiteilung unter Amitose, wo schon in frühen Stadien eine Verdoppelung der Astropyle erfolgt.

Das Verhalten der Nebenöffnungen ist im Falle der Kernfurchung anders, als wir es bei der unter Mitose sich vollziehenden Zweiteilung kennen lernten. Bei dieser letzteren Art der Fortpflanzung kommt schon zeitig und zwar etwa gerade auf dem Stadium, von wo aus wir die Kernfurchung deutlich ihren besonderen Weg einschlagen sehen, ein zweites Parapylenpaar zur Anlage, das in äquatorialer Gegend, ungefähr gleichweit vom oralen und aboralen Pole der Centralkapsel entfernt, kreuzweise zu den beiden primären Nebenöffnungen orientiert ist (vgl. Teil I, Taf. XIV, Fig. 8 und 9). So besitzt jede Tochterkapsel im Augenblick der Trennung bereits zwei Parapylen.

Im Gegensatz dazu — und auch zur amitotischen Kernteilung — unterbleibt bei der Kernfurchung die Anlage eines zweiten Parapylenpaares und selbst bei dem spätesten von mir beobachteten Stadium aus der Reihe dieser Entwicklungszustände (Fig. 11) fanden sich nur die beiden primären Nebenöffnungen vor.

Mit dem Fehlen von Neubildungen verbindet sich gleichzeitig noch eine abweichende Lage der primären Parapylen im Verhältnis zur Teilungsebene. So sehen wir die Nebenöffnungen im vorliegenden Falle nicht schief, wie bei der mitotischen Kernvermehrung, sondern direkt quer, d. h. rechtwinklig, soweit mathematische Begriffe für derartige Bestimmungen herangezogen werden können, zur Teilungsebene orientiert.

Dieses Verhalten ist aus Fig. 8 unserer Taf. XI ersichtlich, die einen Querschnitt durch die aborale Partie einer noch in einem frühen Entwicklungsstadium der Kernfurchung stehenden Centralkapsel wiedergibt. Der betreffende Schnitt enthält beide Parapylen. Diejenige der linken Seite des Bildes ist etwas verlagert. Die Teilungsebene der Centralkapsel würde senkrecht zu der Verbindungslinie der Öffnungen durch die Mitte der Zeichnung gehen. Auch bei den anderen Bildern auf Taf. XII ist die gleiche Orientierung beibehalten, so daß auch hier bei den entsprechenden Schnitten die Parapylen rechts und links ihre Lage haben würden. Von diesen mit Rücksicht auf die Kernverhältnisse besonders ausgewählten Querschnitten enthielt jedoch keiner eine Nebenöffnung.

Unter den Längsschnitten zeigt Fig. 10, Taf. XI eine der beiden Parapylen bei einem fortgeschritteneren Teilungsstadium. Die Nebenöffnungen liegen hier, wie man erkennt, vor der schräg nach der aboralen Seite gerichteten Einbuchtung der Kernanlagen.

Nach alle diesem ist nicht zu bezweifeln, daß im Falle der Kernfurchung die Ausbildung der beiden fehlenden Parapylen erst auf einem sehr späten Stadium des Teilungsprozesses, wahrscheinlich erst nach der Trennung der Tochterkapseln erfolgt. Es ist dies mit ziemlicher Sicherheit schon deswegen anzunehmen, weil nach der Lage der primären Nebenöffnungen zu urteilen, die neuen Parapylen offenbar in der Teilungsebene selbst, und zwar eigentlich beide am gleichen Punkt etwa angelegt werden müssen, denn, daß die geschilderten Lagerungsverhältnisse im letzten Augenblick eine Änderung erfahren sollten, dafür liegen keinerlei Anhaltspunkte vor.

Die Beobachtungen über das abweichende Verhalten der Parapylen sind deswegen auch noch von Interesse, weil sie einen Beleg für die Kontinutät der Entwicklungsreihe bis zu dem spätesten von mir untersuchten Stadium liefern. Sie zeigen, daß es im Anschluß an die Kernfurchung wirklich zu einer *Teilung* kommt, indem sie deutlicher als die anderen Besonderheiten die Zugehörigkeit des in

Fig. 11 abgebildeten Entwicklungszustandes zu diesem Fortpflanzungsmodus erweisen.

d) Die abschließenden Vorgänge des Teilungsprozesses und die Bedeutung der Kernfurchung.

Da die Stadien der Kernfurchung im allgemeinen recht selten waren — in keinem Falle wurden nämlich mehr als drei Exemplare des gleichen Zustandes gefunden, und meist mußte ich mich sogar mit einem oder zwei Individuen begnügen — so ist es als ein besonderer Glückszufall anzusehen, daß dennoch eine so vollständige Reihe von Entwicklungszuständen zur Beobachtung kam, die nirgend größere Lücken aufweist oder wenigstens keinerlei Schwierigkeiten hinsichtlich deren Überbrückung darbietet.

Selbst über die abschließenden letzten Prozesse des Entwicklungsganges können Unklarheiten nur bezüglich untergeordneterer Fragen bestehen; in dem wesentlichsten Punkte, der Frage nach dem weiteren Verhalten der Kernanlagen, dürften uns, sofern eine Unsicherheit überhaupt bestände, die bei der mitotischen Teilung sich abspielenden Vorgänge den Schlüssel liefern. Denn nicht nur in der äußeren Form, sondern auch mit Rücksicht auf den feineren Bau besteht eine auffallende Ähnlichkeit zwischen den durch Kernfurchung und den auf mitotischem Wege gebildeten jungen Tochterkernen.

Sobald bei dem ersteren Teilungsmodus die den inneren Kernraum durchsetzende Scheidewand aus Chromatinfäden mit ihrer zur Ausbildung zweier Schichten führenden Spaltung angelegt ist, haben wir hier zwei Kerngebilde vor uns, die nur durch geringe Abweichungen von den mitotisch entstandenen Kernanlagen sich unterscheiden. Abgesehen von der dichten Zusammenlagerung der Hälften zeigen die aus der Kernfurchung hervorgegangenen Teilungsprodukte im wesentlichen nur noch hinsichtlich der ausgesprochen einseitigen Lagerung der das Kerninnere erfüllenden kleineren Chromatinteilchen abweichende Verhältnisse. Aber auch in diesem Punkte bildet sich späterhin eine größere Übereinstimmung aus, wenn die Hälften des gefurchten Kernes sich voneinander getrennt und die feineren Innenmassen sich gleichmäßiger in der Höhlung verteilt haben.

Im weiteren Verlaufe werden nun auch die durch Kernfurchung entstandenen Hälften gerade so, wie es bei der Rekonstruktion der Tochterkerne nach der mitotischen Teilung der Fall ist, unter Ver-

schwinden der Einstülpung sich völlig abrunden und alsdann werden wir zwei junge Tochterkerne mit radiärer Fadenstruktur vor uns haben, die kaum von den durch Mitose entstandenen Tochterkernen zu unterscheiden sein werden und die auf dem gleichen Wege und unter denselben Erscheinungen wie diese in den ruhenden Zustand zurückkehren dürften.

Dagegen bestehen bezüglich der Durchteilung der Centralkapsel unverkennbare Unterschiede, denn, wenn wir auch bei der Kernfurchung in der Teilungsebene gewisse Differenzierungen des Endoplasmas auftreten sehen, die uns an ähnliche bei der mitotischen Kernvermehrung sich zeigende Strukturen erinnern, so vollzieht sich im letzteren Falle die Trennung der Hälften mit ihren weit auseinandergerückten Kernen und der allmählich immer tiefer zwischen beide einschneidenden Furche doch offenbar unter einem ganz anderen Bilde als im Falle der Kernfurchung. Hier finden wir die schon weit entwickelten Kerne nur durch einen schmalen Zwischenraum voneinander getrennt, der Durchmesser der Centralkapsel hat sich unter diesen Umständen auch kaum in der betreffenden Richtung vergrößert und von dem Auftreten einer Furche ist an der Centralkapsel nichts zu bemerken. Die erwähnten Unterschiede treten klar bei einem Vergleich der Fig. 16 oder 17 auf Taf. XV des ersten Teiles und Fig. 11, Taf. XI dieser Arbeit hervor, wo die Kerne sich etwa in der gleichen Entwicklungsphase befinden. In dieser Verschiedenheit bietet sich für die späteren Stadien der Kernfurchung nach Trennung der jungen Tochterkerne überhaupt eigentlich erst eine Möglichkeit zur Entscheidung der Frage ihrer Entstehungsgeschichte und ihrer Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Fortpflanzungsmodus.

Das eine dürfte durch die vorliegenden Beobachtungen sichergestellt sein, daß, wenn überhaupt der die peripheren Partien der Teilungsebene einnehmende Ring schwächer färbbaren Protoplasmas mit dem Auftreten einer oberflächlichen Furche im Zusammenhange steht und der Zerfall der Centralkapsel in die beiden Tochterkapseln sich nicht in der Form einer direkten Spaltung vollzieht, die Furchenbildung doch erst auf einem sehr späten Stadium, sozusagen im letzten Moment des Teilungsvorganges, erfolgt. Es wäre weiter noch zu entscheiden, in welcher Weise die beiden Prozesse der Kernvermehrung und der Durchteilung der Centralkapsel miteinander kombiniert sind, ob die letzten Umwandlungsvorgänge an den Kernen sich noch vor oder, wie bei der Mitose, erst nach der Halbierung der Centralkapsel abspielen.

Aus den voraufgegangenen Ausführungen sind wohl die nahen Beziehungen zur Genüge klar geworden, die zwischen dem Modus der Kernfurchung und der mitotischen Kernteilung bei *Aulacantha* bestehen. Es ergab sich, daß nicht nur die Vorphasen bis zu einem bestimmten Punkte die gleichen sind, sondern daß auch, wennschon auf ganz verschiedenem Wege und unter völlig anderen Erscheinungen, doch ein Teilungsprodukt des Kernes gebildet wird, das in beiden Fällen miteinander die größte Ähnlichkeit hat.

Welche Bedeutung mag nun der Kernfurchung im Leben der *Aulacantha* zukommen?

Zunächst einmal lassen die Beobachtungen erkennen, daß es sich bei der Kernfurchung gegenüber der Mitose um einen wesentlich vereinfachten Kernteilungsmodus handelt. Es werden zwar Chromosomen ausgebildet, aber es fehlt sicher eine Spaltung. Dazu kommt, daß die mannigfaltigen Umgruppierungen und Verschiebungen der Chromosomen, wie sie zur Bildung der Äquatorialplatte sowie der Tochterplatten nötig sind, ebenso die späteren Umgestaltungen der Tochterplatten, in Wegfall geraten. Diesen Veränderungen steht bei der Kernfurchung der relativ einfache Vorgang der Bildung einer inneren Höhlung und die Anlage einer zweischichtigen Scheidewand gegenüber. Von der Entstehung eines kernspindelartigen Gebildes ist hier keine Rede und gleichzeitig bieten die mit der Teilung der Centralkapsel verknüpften Erscheinungen ein einfacheres Bild. Daß außerdem auch bei der Halbierung des Kernes die Kernmembran erhalten bleibt und die Kernsubstanzen nicht in nähere Beziehungen zum Endoplasma treten, ist als eine weitere Vereinfachung in den Teilungsvorgängen zu erwähnen. So haben wir denn in diesem Falle einen Kernteilungsmodus vor uns, der sich in mancher Hinsicht zwar eng an die Mitose anschließt, der andererseits aber auch gewisse Anklänge an die bei der direkten Kernteilung sich abspielenden Vorgänge erkennen läßt.

Wenn ich nun auch durchaus nicht glauben kann, daß allgemein die amitotische Kernteilung das Anzeichen geringerer Lebenskraft ist, so erscheint es mir doch nicht ausgeschlossen, daß die Kernfurchung sich nur bei schwächlicheren Individuen findet. Schon nach den ersten Veränderungen der Kernstruktur in den vorbereitenden Phasen kommt der weitere Entwicklungsgang zum Stillstand und in seiner Fortsetzung erscheinen Umgestaltungen, die zwar zu einem ähnlichen Endziel wie bei der Mitose führen, die dieses aber auf einem wesentlich abgekürzten Wege erreichen.

Für die Ansicht, daß das Auftreten der Kernfurchung nur bei weniger kräftigen Individuen zu beobachten sei, spricht auch die oben erwähnte Tatsache, daß dieser Kernteilungsmodus sich stets bei Exemplaren mit sehr kleiner Centralkapsel fand. Der geringere Kräfte- und Substanzverbrauch, wie ihn der unter Kernfurchung einhergehende Teilungsprozeß erfordert, mag aber vielleicht den Tochterindividuen für ihr späteres Leben wieder zugute kommen.

Daß es sich bei der Kernfurchung um einen regelmäßig im Entwicklungscyclus wiederkehrenden Fortpflanzungsvorgang handelt, meine ich deswegen nicht annehmen zu sollen, weil die betreffenden Stadien dafür zu selten waren.

C. Zweiteilung unter Bildung der Manschettenform des Kernes.

(Hierzu Taf. XI, Fig. 1—7.)

Zu den eigenartigsten Kernbildungen, die mir beim Studium meines *Aulacantha*-Materials begegneten, gehören die im folgenden näher beschriebenen Entwicklungszustände. Wegen der Ähnlichkeit der Form, die diese Kerngebilde in späteren Stadien ihrer Umgestaltung mit einer Handmanschette haben, möchte ich, um mich eines kurzen Ausdruckes bedienen zu können, mit Bezug auf diese Zustände von einer „Manschettenform“ des Kernes sprechen.

Es sei bei dieser Gelegenheit noch erwähnt, daß die in Rede stehenden Kernstadien gar nicht so ganz selten waren, sie fanden sich auf jeden Fall weit häufiger als die der „Kernfurchung“ angehörenden Entwicklungszustände.

Auch in diesem Falle ist die nahe Beziehung zur Mitose unverkennbar, ja, die betreffenden Zustände sind mit dem mitotischen Teilungsmodus noch näher verknüpft, als es die Stadien der Kernfurchung sind. Während nämlich bei der Kernfurchung eine Trennung der Entwicklungsreihen schon vor Erreichung des Stadiums der Äquatorialplatte erfolgt, sind bei der Bildung der Manschettenform sogar alle Entwicklungsstufen bis zur Anlage der fertigen Tochterplatten die gleichen wie bei der eigentlichen Mitose und erst auf diesem Punkte tritt eine Scheidung der beiden Reihen ein.

a) Entstehung der Manschettenform des Kernes.

Schon bei den die Bildung der Äquatorialplatte einleitenden Zuständen (Teil I, Textfig. C) und ebenso bei der vollständig entwickelten Äquatorialplatte selbst (Teil I, Textfig. J) finden wir gelegentlich an der aboralen Seite eine mehr oder minder deutliche konkave Einbuchtung des Randes der Platte. Auch nach Trennung der Tochterplatten gewahrt man hin und wieder an diesen die gleiche Erscheinung, ohne daß derselben jedoch für die weitere Entwicklung irgendeine wichtigere Bedeutung zukäme. Die Tochterplatten weichen auf größere Entfernung auseinander, krümmen sich mit ihren Rändern nach außen und runden sich endlich unter den Erscheinungen, wie sie im I. Teil dieser Arbeit ausführlicher beschrieben wurden, zu geschlossenen, annähernd kugeligen Kerngebilden ab.

Aber nicht immer nimmt die Entwicklung diesen Gang. Unter den jungen Tochterplattenstadien findet man bisweilen solche, bei denen in der Mitte der aboralen Seite eine besonders tiefe Einbuchtung vorhanden ist (vgl. Textfig. L). Dreht man die betreffende Centralkapsel um ihre Hauptachse so weit, daß man die Platten mehr von ihrer Kante her sieht und zwischen denselben hindurch blickt (vgl. Textfig. M), so erkennt man deutlicher einen



Fig. L.

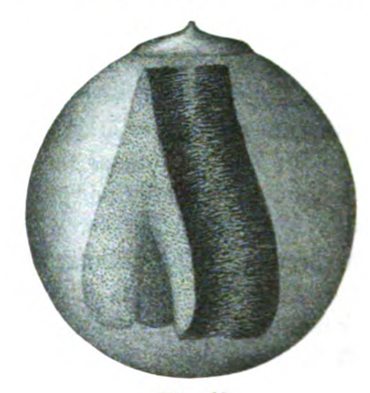


Fig. M.

weiteren Unterschied, der zwischen diesem Entwicklungszustande und dem früher geschilderten Tochterplattenstadium besteht. Während bei dem normalen Verlauf der mitotischen Kernteilung die Tochterplatten sich vollkommen trennen und sich in paralleler Lage mit überall gleichem Abstande voneinander entfernen, weichen bei

den hier zu schildernden Kernzuständen die Platten nur in den äußeren Partien auseinander. In der Umgebung der aboralen Einbuchtung ist dagegen die Trennungsbewegung gehemmt; wir sehen an dieser Stelle die Tochterplatten gegeneinander gebogen und mit ihren Rändern in naher Berührung miteinander bleiben. So entsteht zunächst ein sattelähnliches Gebilde oder eine Art gebogener Rinne mit parallelen Wänden, deren gewölbter Boden die aborale Einbuchtung umgreift und deren seitliche Wandungen durch die in der Flächenansicht etwa herzförmig erscheinenden Kernplatten gebildet werden.

Zu erwähnen ist noch, daß die Tochterplatten, in der aboralen Mittellinie, wo sie zusammenstoßen, bald miteinander verschmelzen, bald durch einen feinen, mehr oder minder deutlichen Längsspalt getrennt bleiben. Am besten ist der Spalt stets an seinen äußeren Enden zu erkennen. Hier ist der Rand der Kernplatten etwas ababgerundet, so daß ein kleiner Winkel oder Einschnitt entsteht, in dessen Spitze der Spalt einmündet.

Die windschiefe Krümmung der Äquatorialplatte, die man nach deren Spaltung ebenfalls an den jungen Tochterplatten noch bemerkt, tritt auch bei der Bildung der Manschettenform hervor und äußert sich in einer geringen seitlichen Verbiegung der aboralen Kernpartien, die nach entgegengesetzten Seiten verlagert erscheinen.

Betrachtet man die Kernplatten von dem oralen oder aboralen Pole der Centralkapsel aus, so erkennt man ferner, daß sie in dem mittleren Teile ihrer Fläche meist ein wenig eingezogen, d. h. bikonkav gegeneinander gewölbt sind. Die zuletzt geschilderten Verhältnisse sind an Textfig. N zu erkennen, die eine Centralkapsel zu Beginn der Bildung der Manschettenform des Kernes in der Ansicht vom aboralen Pole her zur Darstellung bringt, während Textfigur L die Tochterplatten nahezu senkrecht von der Fläche, Fig. M mehr von der Kante her gesehen zeigt.

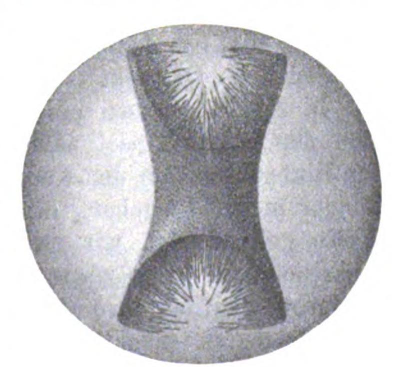


Fig. N.

Von den Abbildungen auf Taf. XI sind Fig. 1—3 hierher zu beziehen. Die Bilder geben Querschnitte durch verschiedene Regionen einer in dem behandelten Kernstadium befindlichen Centralkapsel wieder. Fig. 1 zeigt einen Schnitt durch

die orale Partie. Wir sehen zwei völlig getrennte, aus nebeneinander liegenden Chromatinfäden bestehende Kernplatten vor uns. Die Chromosomen haben ihre äußeren Enden bereits in die gleiche Ebene eingestellt, so daß die Außenflächen der Platten einen glatten Kontur aufweisen, während an den einander zugekehrten Innenflächen infolge der verschiedenen Längen der Fäden die Begrenzung eine weit weniger bestimmte ist.

Wir haben hier also Verhältnisse vor uns, wie sie uns aus dem Verlaufe der mitotischen Kernteilung bei *Aulacantha* vom Stadium der Tochterplatten wohl bekannt sind. Auch die protoplasmatischen Teile bieten ein ganz entsprechendes Bild dar. Ich werde die Umwandlungen, die das Endoplasma in gewissen Partien der Centralkapsel während der Umgestaltungen des Kernes erfährt, weiter unten im Zusammenhange noch kurz behandeln.

So zeigt denn in dieser Phase der Entwicklung ein Querschnitt durch die oralen Regionen des Kerngebildes in keinem wesentlichen Punkte einen Unterschied von einem Schnitt durch das entsprechende Stadium der mitotischen Teilung.

Ein anderes Aussehen haben dagegen Schnitte durch die aborale Kernhälfte.

Die nächste Figur der Tafel (Fig. 2) gibt einen Querschnitt aus dem Teile der Centralkapsel wieder, wo an der höchsten Stelle der aboralen Einbuchtung die beiden Kernplatten miteinander vereinigt sind. Die Randteile der Platten oberhalb und unterhalb der Mitte der Abbildung, bei denen die Schnittebene senkrecht zur Fläche steht, lassen gleich deutlich wie die vorige Figur die Fadenstruktur der Chromosomen erkennen, während in den mittleren Partien, wo die Kernplatten in ihrem gewölbten Teile getroffen sind, die Fäden im Querschnitt erscheinen.

In Fig. 3 ist noch ein weiterer Schnitt durch die aborale Region der Centralkapsel näher dem Pole zur Darstellung gebracht. Die Einbuchtung an den Kernplatten und der Zusammenschluß ihrer Ränder in der Umgebung des Ausschnittes machen sich hier in der Weise geltend, daß wir zwei getrennte, mit ihrem geschlossenen Teile einander zugekehrte U-förmige Bögen vor uns sehen, die wiederum deutlich ihre Zusammensetzung aus fadenförmigen Chromatinelementen erkennen lassen. Auch findet man an ihnen die Entstehung aus zwei seitlichen Hälften durch einen feinen Spalt in der Medianlinie angedeutet.

Bei der Weiterentwicklung gewinnt nun die Form des Kerngebildes dadurch ein verändertes Aussehen, daß die äußeren Randpartien der

Kernplatten wie zwei Flügel auseinander schlagen, während in der Umgebung der aboralen Einbuchtung der Zusammenhang bestehen bleibt. Hatten die Seitenflächen vorher eine im wesentlichen parallele Lage, so sind sie jetzt rings um die aborale Einbuchtung im Winkel gegeneinander geneigt. Die Form des Kernes läßt sich in diesem Stadium etwa mit zwei unvollkommen geschlossenen, mit der kleineren Öffnung einander zugekehrten Trichtern vergleichen. Ein derartiger Entwicklungszustand ist in Textfig. O abgebildet worden. Besonders gut bringt ein Vergleich der Fig. O und M, bei denen die Orientierung der Centralkapsel die gleiche ist, die Änderung der Form zur Anschauung.



Fig. O.

Im übrigen haben sich hinsichtlich der feineren Bauverhältnisse keine besonderen Veränderungen vollzogen außer solchen, wie sie auch bei der Mitose in den späteren Stadien der Tochterplatten zu beobachten sind, denn auch im vorliegenden Falle bemerken wir, wie die Ungleichmäßigkeit in der Länge der Chromatinfäden mehr und mehr verschwindet und damit die Begrenzung der Kernplatten an ihren Innenflächen eine bestimmtere, die Dicke der Schicht eine gleichmäßigere wird.

In einer späteren Phase der Entwicklung sehen wir, wie die Flügel sich noch weiter auseinander geschlagen haben. Der ungefähr rechte Winkel, den sie in dem vorerwähnten Stadium miteinander bilden mochten, hat sich in einen stumpfen umgewandelt, bei dem die Richtung der Schenkel sich mehr oder minder stark der geraden Linie nähert. So ist es denn zur Ausbildung einer an die Gestalt einer Handmanschette erinnernden Kernform gekommen. Zustände dieser Art sind in verschiedener Orientierung der betreffenden Centralkapseln in den Textfiguren P, Q und R abgebildet. Die Ähnlichkeit mit dem vorerwähnten Vergleichsobjekt tritt besonders deutlich bei Fig. P hervor. Was die äußere Beschaffenheit der Platten sonst noch betrifft, so erscheinen ihre Flächen jetzt noch schärfer begrenzt als vorher.

Von diesem Stadium habe ich einen medianen Längsschnitt abgebildet, bei dem die Centralkapsel so orientiert war, daß die Ebene der Messerschneide senkrecht zur ursprünglichen Seitenfläche des Kerngebildes stand. Ich verweise hierbei auf Fig. 4, Taf. XI. Das

Bild zeigt eine ziemlich gleichmäßig dicke, aus eng zusammengelagerten Chromatinfäden bestehende Platte, deren seitliche Flügel in einem gestreckten Winkel gegeneinander geneigt sind. Ein mittlerer Spalt, wie er beispielsweise an dem Kern der in Textfig. P dargestellten Centralkapsel zu beobachten ist, ist in diesem Falle nicht zu erkennen.

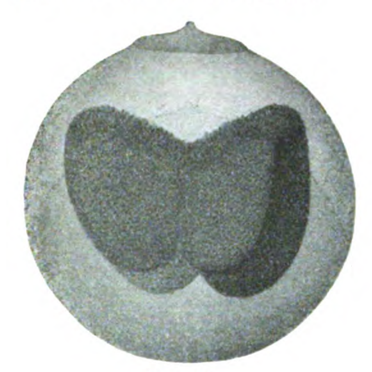


Fig. P.



Fig. Q.

Oftmals findet man in solchen späteren Stadien die Chromosomen weniger gut als sonst erhalten, sie erscheinen verquollen und miteinander zu einer einheitlichen Masse verklebt, wie ich es auch häufig in ähnlicher Weise bei fortgeschritteneren Zuständen des Tochterplattenstadiums beobachtete (vgl. Teil I, p. 235; Taf. XVI, Fig. 27).



Fig. R.

Daß bei allen diesen wie auch in den voraufgehenden Zuständen eine Kernmembran fehlt, stimmt mit dem überein, was nach dem Verhalten der Tochterplatten bei der mitotischen Kernteilung zu erwarten war.

Schon bei dem in Fig. 4 dargestellten Längsschnitt fällt es auf, daß die Kernplatten sich am äußeren Rande einzukrümmen beginnen. Wir bemerken dieselbe Erscheinung auch an dem Totalbild, wie es uns Textfig. P vor Augen führt. Dieser Vorgang deutet uns bereits die Richtung an, in der die weitere Umgestaltung der Kernhälften verläuft.

Zerlegen wir eine Centralkapsel in einem derartigen vorgeschritteneren Stadium im Querschnitte, so erhalten wir Bilder, wie

sie die Figuren 5—7 unserer Taf. XI zeigen. Ich habe dabei, um einen direkten Vergleich mit den Figuren 1—3 der früheren Entwicklungsphase zu ermöglichen, aus der Serie des späteren Stadiums entsprechende Schnitte zur Wiedergabe ausgewählt.

Fig. 5 gibt einen etwas schief zur Längsachse gerichteten Schnitt durch die orale Partie des Kerngebildes wieder. Man erkennt auf den ersten Blick die erwähnte Art der Umgestaltung der Kernhälften. Von der linken Kernhälfte ist die gewölbte Kuppe getroffen, während rechts schon die innere Höhlung angeschnitten ist, die nach außen zu durch den eben noch vom Messer gestreiften umgewölbten Rand der Kernplatte abgeschlossen erscheint. So sehen wir denn auf diesem Punkte die Weiterentwicklung der Kernanlagen schon wesentlich gefördert.

Nicht minder klar tritt der Verlauf der Umgestaltung an Fig. 6 zutage, die wie Fig. 2 dem Teile entstammt, wo die Kernplatten miteinander zusammenhängen. In deutlichster Weise macht sich hier die stark bikonkave Krümmung der vorher in den äußeren Partien parallelen Kernplatten bemerkbar. Außerdem zeigt es sich, daß die im mittleren Teile gelegene Brücke bedeutend schmäler geworden ist. Auch in diesem Falle findet sich in dem die Hälften verbindenden Mittelstück ein feiner Spalt angedeutet. Endlich verdient noch das Auftreten kleinerer Chromatinpartikelchen an der Basis der Fäden auf der eingesenkten, ursprünglichen Außenseite der Kernplatten Erwähnung.

Wenden wir uns jetzt dem durch die aborale Kernpartie gelegten dritten Querschnitt zu, wie ihn Fig. 7 darstellt, so fällt an diesem Bilde nicht nur das starke Auseinanderweichen der Randteile der Kernplatten auf, wodurch der anfänglich hufeisen- oder U-förmige Querschnitt die Gestalt eines gestreckten V angenommen hat, sondern man sieht, wie auch in dieser Region die freien äußeren Ränder der Chromatinplatten anfangen, sich nach innen, einander entgegen zu krümmen.

b) Das Endoplasma.

Ich möchte jetzt noch mit einigen Worten auf das Verhalten des Endoplasmas eingehen. Schon weiter oben hob ich kurz hervor, daß bei der Ausbildung der Manschettenform des Kernes ganz ähnliche Protoplasmastrukturen wie bei der mitotischen Kernteilung zu beobachten seien. Der Vergleich bezog sich dort auf das jüngere

Tochterplattenstadium einerseits und einen entsprechenden Entwicklungszustand der hier geschilderten Kernteilungsart.

An Fig. 1 erkennt man, daß auch bei frühen Manschettenstadien das den Raum zwischen den Kernplatten erfüllende Protoplasma sich durch geringere Färbbarkeit und das Fehlen von Vacuolen auszeichnet. Außerdem läßt es eine zarte von einer zur anderen Kernplatte sich ausspannende Faserung erkennen. Nach außen zu sehen wir die Kernplatten dagegen von einem anders beschaffenen, mehr oder minder reich vacuolisierten Endoplasma umgeben, das sich gewöhnlich noch ein wenig vom Rande her zwischen die Platten vorwölbt.

Die gleichen Verhältnisse zeigen die Schnitte durch die aboralen Regionen des Kerngebildes (Fig. 2 u. 3): zwischen den Platten erscheint das Protoplasma blasser gefärbt, vacuolenfrei und von feinen Faserzügen durchsetzt. Im vorliegenden Falle bemerkt man außerdem auch noch in dem Gebiete der Einbuchtung, d. h. zwischen den beiden Chromatinbögen eine durch geringe Vacuolisierung ausgezeichnete Protoplasmamasse.

Die Uebereinstimmung mit der Mitose, wie sie hinsichtlich der Endoplasmastrukturen hier im allgemeinen herrscht, bleibt aber auch in den späteren Stadien noch bewahrt. So sehen wir entsprechend dem Vorgange bei den auseinander weichenden Tochterplatten im weiteren Verlaufe der Manschettenbildung die Faserung zwischen den Kernplatten allmählich undeutlicher werden. Ebenso kommt es auch bei diesem Teilungsmodus zur Anlage einer zellplattenartigen Differenzierung in der Medianebene zwischen den Kernplatten. In mehreren günstigen Fällen konnte ich diese Bildung bei dem Manschettenstadium des Kernes deutlich nachweisen. Endlich ließ sich bei den letzteren Zuständen das Auftreten eines Ringes von schwächer färbbarem dichterem Protoplasma feststellen (vgl. Fig. 5—7), wie er in gleicher Weise bei der mitotischen Teilung in vorgeschritteneren Tochterplattenstadien zur Beobachtung gelangt (vgl. Teil I, Taf. XV, Fig. 13) und wovon die erste Anlage bei genauerer Prüfung auch schon bei jüngeren Zuständen der Manschettenform gelegentlich zu entdecken ist (vgl. Fig. 1—3).

Ich habe über diese Bildung bereits früher ausführlich genug berichtet, um mir bei der bestehenden Ähnlichkeit der Verhältnisse hier ein abermaliges Eingehen auf den Gegenstand ersparen zu dürfen. Immerhin beanspruchen diese Strukturen einiges Interesse, da sie geeignet erscheinen, Licht auf die weiteren Entwicklungsvorgänge bei den in Rede stehenden Stadien zu werfen.

c) Die Öffnungen der Centralkapselmembran.

Wenn auch in mehrfacher Beziehung ein unverkennbarer Parallelismus hinsichtlich der Strukturverhältnisse bei den Stadien der beiden Entwicklungsreihen besteht, von denen die eine unter den Erscheinungen der eigentlichen mitotischen Kernteilung, die andere unter Bildung der Manschettenform des Kernes verläuft, so macht sich doch bei aller sonstigen Übereinstimmung ein deutlicher Unterschied bezüglich des Verhaltens der Kapselöffnungen — wenigstens so weit es sich um die Parapylen handelt — bemerkbar. Der Weg, den die Entwicklung in diesem Punkte nimmt, führt uns im vorliegenden Falle vielmehr die gleichen Erscheinungen vor Augen, wie sie uns bei der Kernfurchung entgegentraten.

Was das Verhalten der Astropyle betrifft, so bot sich uns bei der Kernfurchung dasselbe Bild dar, wie wir es bei der Teilung unter Mitose beobachteten und auch dort, wo es zur Ausbildung der Manschettenform des Kernes kommt, geht die Entwicklung den nämlichen Gang: Bei allen Veränderungen des Kernes sehen wir die Hauptöffnung ihr ursprüngliches Aussehen bewahren, in keinem Falle bemerkte ich bei einem der mir vorliegenden Stadien Anzeichen einer beginnenden Teilung. Es ergibt sich daraus, daß auch hier die Zerlegung der Astropyle in zwei Hälften den allerletzten Phasen des Teilungsvorganges vorbehalten bleibt.

Anders als bei der Mitose liegen in unserem Falle die Dinge jedoch für die Nebenöffnungen, und im Hinblick auf diese Bildungen herrscht, wie erwähnt, Übereinstimmung mit den Erscheinungen bei der Kernfurchung. Es unterbleibt nämlich auch bei den vorliegenden Stadien die Anlage eines zweiten Parapylenpaares. In allen Entwicklungszuständen der Manschettenform des Kernes fand ich nur die beiden primären Nebenöffnungen vor. Die Übereinstimmung mit den Vorgängen bei der Kernfurchung erstreckt sich aber auch auf das Lageverhältnis der Nebenöffnungen zur Teilungsebene. Wie bei dem letzterwähnten Fortpflanzungsmodus, so schneidet auch hier die Trennungsebene der beiden Kapselhälften rechtwinklig durch die Mitte der Verbindungslinie der Parapylen, während bei der Mitose die bereits vor der Teilung vorhandenen zwei Paare von Nebenöffnungen, die beiden primären und die neugebildeten, kreuzweise, schiefwinklig zur Teilungsebene gelagert sind. Die für die Entwicklungsreihe der Manschettenstadien charakteristischen Lageverhältnisse sind aus

Textfig. S ersichtlich, die eine Centralkapsel mit einem allerdings noch jüngeren Kernzustand, von der aboralen Seite her gesehen, zeigt.

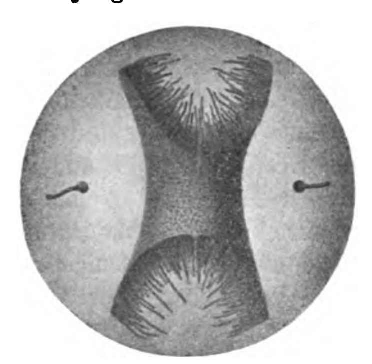


Fig. S.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß auch hier wieder im Augenblick der Teilung der Centralkapsel jedes der beiden jungen Individuen nur eine Nebenöffnung besitzt. Erst im Anschluß an die Trennung der Kapselhälften werden auch in diesem Falle die fehlenden neuen Parapylen der Tochterkapseln im Gebiete der Trennungsebene zur Anlage kommen.

d) Die abschließenden Vorgänge der Teilung und die Beziehungen der Manschettenstadien zu denen der Mitose.

Leider habe ich spätere Zustände der Centralkapsel als die am Schluß des Abschnittes a (Seite 160 u. 161) beschriebenen, also unmittelbar der Teilung voraufgehende Stadien, nicht aufgefunden, aber die zuletzt geschilderten Erscheinungen weisen uns so deutlich den Weg, den die weitere Entwicklung nehmen wird, daß wir uns doch mit ziemlicher Sicherheit ein Bild von dem Verlauf der letzten, zur Trennung der Tochterkapseln führenden Prozesse machen können. Einen wertvollen Anhalt bieten uns in dieser Frage die an den entsprechenden Stadien der Mitose und auch bei der Kernfurchung gemachten Beobachtungen; zweifellos wird es sich im vorliegenden Falle um ganz ähnliche Vorgänge handeln, wie sie auch dort den Abschluß der Entwicklungsreihe bilden.

Von der beginnenden Einkrümmung der Randpartien der Kernplatten war schon die Rede. Diese Erscheinung macht offenbar im Verlaufe des Entwicklungsganges weitere Fortschritte und wird zu einer immer mehr zunehmenden Abrundung der Kernhälften führen, gerade so, wie es bei der Kernfurchung und während der Rekonstruktion der Tochterkerne bei der Mitose der Fall ist.

Eine andere nicht minder wichtige Voraussetzung für die Weiterentwicklung in dem gedachten Sinne wäre der Zusammenschluß der Kernränder an der aboralen Seite und das Verschwinden der zwischen denselben gelegenen Einbuchtung. Diesen Vorgang sehen wir verwirklicht bei der Kernfurchung, und auch bei den beobachteten Stadien der Manschettenform des Kernes machen sich unverkennbare

Anzeichen dafür geltend. Wie ein Vergleich der Textfig. L mit Fig. Q und R lehrt, findet in den späteren Stadien tatsächlich eine gegenseitige Annäherung der aboralen Kernpartien statt. Das gleiche Bild bietet sich uns auch bei einem Blick auf die Schnittbilder Fig. 3 u. 7, wo ebenfalls bei dem fortgeschritteneren Entwicklungszustande der die beiden Kernfortsätze von einander trennende Zwischenraum sich merklich verkleinert hat.

Auf diese Weise werden ein paar Kerngebilde entstehen, die mit ihrer nach den Außenseiten sich öffnenden Höhlung im Innern, mit den radiär um die letztere angeordneten Chromatinfäden sowie den die centralen Partien mehr und mehr ausfüllenden feineren Partikelchen den aus der Mitose oder der Kernfurchung hervorgegangenen Kernanlagen recht ähnlich sehen.

Mit der Trennung und völligen Abrundung seiner Hälften [1]) wäre für den Kern der Entwicklungsgang in allem wesentlichen beendet, es bliebe allein die Umwandlung der radiären Fadenstruktur bei den jungen Tochterkernen in die spongiöse, die uns jedoch von den Vorgängen bei der mitotischen Teilung her eine wohlbekannte Erscheinung ist.

Es fragt sich jetzt nur noch, in welcher Weise die schließliche Teilung der Centralkapsel erfolgen mag, ob eine allmähliche Durchschnürung mittels einer mehr und mehr in die Tiefe vordringenden

[1]) Daß der die Kernhälften an der aboralen Seite trennende Spalt nicht gerade immer mit dem Fortschreiten der Entwicklung deutlicher wird, sondern manchmal sogar mehr oder weniger vollständig verschwindet, kann nicht schwer ins Gewicht fallen, da die Durchtrennung des Zusammenhanges der Kernhälften in der Medianlinie für den Organismus eine Aufgabe von durchaus untergeordneter Bedeutung sein würde. Überraschen muß es jedoch, daß trotz der nicht allzu großen Seltenheit der beschriebenen Stadien doch spätere Zustände mit selbständig gewordenen und in Rekonstruktion begriffenen Tochterkernen überhaupt nicht zur Beobachtung gelangten. Man könnte aus dieser Tatsache vielleicht sogar Bedenken herleiten gegen die Annahme, daß der Entwicklungsgang wirklich zu einer Teilung führt. Dieses Bedenken würde in gleicher Weise aber auch für jede andere Art der Weiterentwicklung bestehen, und daß mit dem ältesten von mir beschriebenen Zustande eine Endphase der Kernentwicklung erreicht sein sollte, ist doch sicher nicht anzunehmen. So werden wir nach anderen Ursachen für die Erscheinung suchen müssen, und ich glaube, daß vor allen Dingen eine weitgehende Ähnlichkeit der späteren Entwicklungsstadien mit solchen anderer Fortpflanzungsarten, d. h. die Schwierigkeit, jene von diesen zu trennen, dabei in Frage kommt. Wir würden bei dem oben angedeuteten Wege der Weiterentwicklung tatsächlich junge Kerngebilde erhalten, die, wie schon erwähnt, von den durch Mitose oder Kernfurchung entstandenen nicht leicht auf den ersten Blick zu unterscheiden sein würden. So würde gerade das scheinbare Fehlen aller späteren Zustände im vorliegenden Falle viel eher für die Richtigkeit der gemachten Annahme sprechen.



Furche stattfindet, oder ob sich der Prozeß unter dem Bilde einer einfachen Spaltung der mütterlichen Centralkapsel und Zerfall derselben in die zwei Tochterkapseln vollzieht.

Es ist bei dieser Gelegenheit darauf hinzuweisen, daß die die Teilung der protoplasmatischen Bestandteile vorbereitenden Erscheinungen hier denjenigen völlig entsprechen, wie wir sie bei der Mitose beobachten, und so werden wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen können, daß es sich auch im vorliegenden Falle um eine allmähliche Durchtrennung unter Auftreten einer Furche handelt. Bedenken hiergegen könnte das Verhalten der Nebenöffnungen meines Erachtens kaum erwecken, bezüglich deren, wie wir sahen, die Dinge anders als bei der Teilung unter mitotischer Kernvermehrung liegen, denn ich meine, daß es für den fraglichen Prozeß ohne jede tiefer greifende Bedeutung sein wird, ob das zweite Paar der Nebenöffnungen vor oder nach der Teilung der Centralkapsel zur Anlage kommt.

Die nahen Beziehungen der vorstehend geschilderten Teilungsvorgänge zur eigentlichen Mitose könnten zunächst wohl daran denken lasssen, daß die erst von einem relativ späten Stadium an auftretenden Verschiedenheiten der beiden Entwicklungsreihen nur auf gewisse Hemmungserscheinungen zurückzuführen seien, als deren Folge die Ausbildung der Manschettenform des Kernes sich darstellt

Wie früher gezeigt wurde, treten auch im Verlaufe der Mitose Entwicklungszustände auf, bei denen die aborale Seite des Kerngebildes eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung zeigt. Im vorliegenden Falle bleibt letztere nur länger, d. h. auch noch während des Tochterplattenstadiums, bestehen, wozu als wesentlichster Unterschied noch hinzukommt, daß in der Umgebung des bogenförmigen Ausschnittes die Tochterplatten gegeneinander gekrümmt sind. Dadurch, daß in diesem Teile die Kernplatten an einem freien Auseinanderrücken behindert sind, kommt jenes eigenartige Gebilde zustande, wie ich es als Manschettenform bezeichnet habe. Den veränderten Vorbedingungen für die Weiterentwicklung entsprechend, sehen wir die Ausbildung der jungen Kernanlagen hier dann ebenfalls unter anderen Erscheinungen verlaufen, als im Falle der eigentlichen mitotischen Teilung.

Aber der unter Bildung der Manschettenform des Kernes sich vollziehenden Art der Vermehrung, so eng sie sich auch im wesentlichen an die Mitose anlehnt, scheint doch ein höherer Grad von Selbständigkeit zuzukommen, wenn man in Betracht zieht, daß hinsichtlich der Nebenöffnungen die Entwicklung in beiden Fällen einen

verschiedenen Weg nimmt. Jedenfalls deuten die Befunde darauf hin, daß es sich bei dem hier geschilderten Entwicklungsgange keineswegs um rein zufällige Deformationen des in mitotischer Teilung begriffenen Kernes und deren Folgeerscheinungen handeln kann. Es wäre nicht recht einzusehen, wie ein solcher Vorgang Einfluß auf die Ausbildung der Nebenöffnungen gewinnen könnte, ebenso spricht aber auch das relativ häufige Vorkommen von Teilungsstadien aus dieser Entwicklungsreihe gegen eine solche Annahme.

D. Zweiteilung mit direkter Kernvermehrung.

(Hierzu Taf. XIII, Fig. 24 bis 33.)

Unter den verschiedenen Fortpflanzungsarten, die sich bei *Aulacantha* finden, bietet die Zweiteilung mit direkter Kernvermehrung die einfachsten Verhältnisse dar.

Über das Vorkommen der direkten Kernteilung bei Tripyleen liegen zurzeit außer den von mir (1896 a, 1896 b, 1900, 1906) gemachten Angaben keine weiteren Mitteilungen vor.

Zwar wußte uns schon R. Hertwig (1879) und ebenso auch Haeckel (1887, 1888) von Fällen zu berichten, in denen bei Tripyleen zwei getrennte Kerne innerhalb der Centralkapsel beobachtet wurden, aber bezüglich der Entstehung dieses Zustandes konnte damals nichts Näheres festgestellt werden. Auch auf Grund der gegebenen Abbildungen ist es nicht leicht, zu einem sicheren Urteil zu gelangen, um welchen Modus der Teilung es sich bei den einzelnen Figuren im speziellen handelt. Nach meinen Erfahrungen an *Aulacantha* bin ich aber geneigt, wenigstens bei einer der von R. Hertwig (l. c. Taf. X, Fig. 2) abgebildeten zweikernigen Centralkapseln — sie entstammt einer *Aulosphaera elegantissima* H.[1]) — Kernvermehrung durch direkte Teilung anzunehmen.

In neuerer Zeit hat dann noch Karawaiew (1895) und ebenso V. Haecker (1906 a, 1906 b, 1907 b) bei Tripyleen Individuen mit zwei sicherlich durch amitotische Teilung entstandenen Kernen in der Centralkapsel beobachtet, ohne jedoch die Entstehung bzw. die Bedeutung des zweikernigen Zustandes richtig erkannt zu haben.[2])

[1]) Nach Haeckel (1887 p. 1624) *Aulosphaera cruciata* H.

[2]) Bezüglich der Auffassung der genannten beiden Autoren siehe weiter unten.



Gerade die in Rede stehenden Beobachtungen Karawaiew's sowie diejenigen V. Haecker's sind der Beurteilung gut zugänglich, denn im ersteren Falle handelt es sich auch um *Aulacantha scolymantha*, und wo V. Haecker von den Castanelliden und der Gattung *Auloklептes* spricht, können wir ebenfalls der Frage nach der Entstehungsweise und Bedeutung des beobachteten zweikernigen Stadiums mit Aussicht auf Erfolg näher treten.

Was die Castanelliden betrifft, so habe ich selbst seinerzeit schon Exemplare mit zwei Kernen gesehen, welch letztere mir zweifellos aus einer amitotischen Teilung des Mutterkernes hervorgegangen zu sein schienen. Nach neuen, Untersuchungen, die Herr Dr. W. J. Schmidt[1]) hier in Bonn angestellt hat, ist dieser Fortpflanzungsmodus denn auch tatsächlich bei den genannten Formen anzutreffen und der Verlauf des Prozesses ein ganz ähnlicher wie bei *Aulacantha*. Daß aber auch bei der von V. Haecker beobachteten Aulacanthide *Auloklептes ramosus* Immerm. direkte Kernteilung besteht, darauf deutet ein Vergleich der Haecker'schen Abbildung (1907 b, Fig. 2) mit ähnlichen von mir bei *Aulacantha* beobachteten Stadien hin, die einer zweifellosen direkten Kernteilung ihren Ursprung verdanken.

a) Verhalten des Kernes. — Formveränderung der Centralkapsel.

Wie wir gesehen haben, bildet im ruhenden *Aulacantha*-Kern das Chromatin ein grob spongiöses Gerüst mit einer dichteren centralen Masse von unregelmäßig rundlicher Form, in deren Umgebung die Chromatinzüge eine im wesentlichen radiäre Anordnung erkennen lassen. Diese Strukturverhältnisse, die im einzelnen näher im I. Teil der vorliegenden Arbeit (p. 214—215) geschildert wurden, erfahren auch keine Veränderung, wenn der Kern sich zur direkten Teilung anschickt.

Das erste deutlichere Anzeichen der beginnenden Teilung besteht bei dem Kern in dem Auftreten eines feinen Spaltes, der sich vom oralen nach dem aboralen Pole durch die Mitte des Kernes hindurchzieht (vgl. Textfig. T). Die Ebene des Kernspaltes, die auch gleichzeitig die spätere Teilungsebene der Centralkapsel bezeichnet, fällt weder mit der Frontalebene der Centralkapsel zusammen, noch steht sie genau senkrecht zu ihr, die beiden Ebenen schneiden sich vielmehr unter einem schiefen Winkel. In dieser Beziehung be-

[1]) Die betreffende Arbeit wird in Spengel's Zool. Jahrb. erscheinen.

stehen also ganz analoge Verhältnisse, wie wir sie bei der Teilung unter mitotischer Kernvermehrung antrafen.

Der Spalt halbiert infolge seiner Lage die centrale dichtere Chromatinansammlung des Kernes, deren Hälften sich sofort wieder mehr abrunden und, auseinanderrückend, zu den Centren der beiden Tochterkerne werden. Gleichzeitig bildet sich an den inneren, einander zugekehrten Seiten die gestörte radiäre Anordnung der Chromatinstränge von neuem aus. Während dieser Vorgänge verschwindet keinen Augenblick die den Kernraum gegen das Endoplasma abgrenzende Membran und in den frühesten Stadien des Teilungsprozesses (vgl. Taf. XIII, Fig. 25) wird der feine Spalt zwischen den Kernhälften nur durch die zunächst als ein einheitliches Häutchen erscheinenden beiderseitigen Kernwandungen gebildet. Erst späterhin tritt mit dem Auseinanderrücken der jungen Kerngebilde eine Zerklüftung der trennenden Schicht in zwei gesonderte Membranen ein.

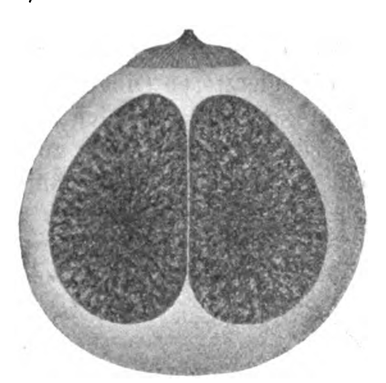


Fig. T.

Bei dieser Art der Teilung bleibt somit, da der Vorgang unter vollkommener Halbierung aller Kernsubstanzen verläuft, für die Tochterkerne in allen wesentlichen Teilen der Zustand des Mutterkernes erhalten und nach erfolgter Trennung unterscheiden sie sich von letzterem, abgesehen von der geringeren Größe, hauptsächlich nur durch ihre mehr oder minder halbkugelige Gestalt. Diese ist aber infolge der vollendeten Abplattung der Trennungsflächen so charakteristisch, daß überall da, wo eine derartige Form der Kerne beobachtet wird — so auch bei *Auloklentes* — auf eine voraufgegangene d i r e k t e Teilung geschlossen werden darf.

In den ersten Stadien der Spaltung des Kernes bewahrt die Centralkapsel zunächst fast unverändert ihre ursprüngliche Gestalt und auch die Kernhälften zeigen zusammen als Ganzes genommen noch etwa die äußere Form des mütterlichen Kernes.

Die weiteren Umgestaltungen bis zum Vollzug der Teilung der Centralkapsel sind, abgesehen von Veränderungen der Kernstruktur, auf die ich weiter unten noch einzugehen haben werde, im allgemeinen ziemlich einfacher Natur. Vor allen Dingen ist zu bemerken, daß die Tochterkerne sich mehr und mehr abrunden, und daß die trennende Scheidewand zwischen denselben, die anfänglich

im größten Teil ihrer Ausdehnung nur die Stärke einer kräftigen Membran aufwies, an Dicke zunimmt. Diese Erscheinungen gehen mit einer Streckung der Centralkapsel in der Richtung der Tochterkerne Hand in Hand. Texfig. U gibt einen solchen etwas fortgeschritteneren Entwicklungszustand wieder. Die Abbildung zeigt außerdem auch noch eine Teilung der Hauptöffnung und das Auftreten einer ringförmigen Unterbrechung der Kapselmembran. Da ich diese letzteren Dinge jedoch später im Zusammenhange behandeln möchte, so will ich mich hier auf den Hinweis beschränken.

Die an dieser Stelle zunächst in Frage kommenden Verhältnisse, sind auch gut aus dem Schnittbilde Fig. 26, Taf. XIII ersichtlich, an dem die Vergrößerung des senkrecht zur Teilungsebene stehenden

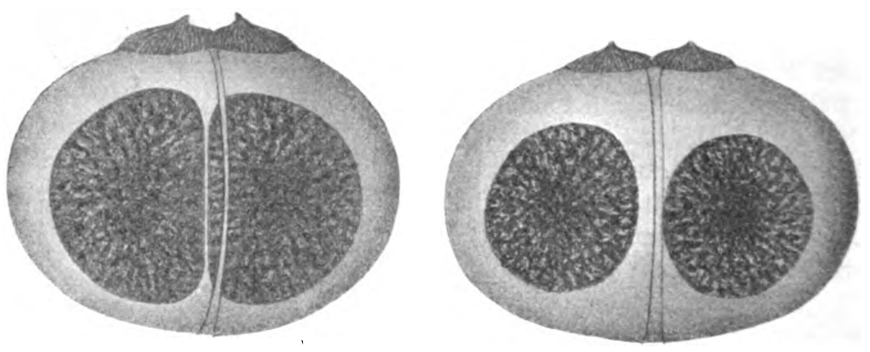


Fig. U. Fig. V.

Querdurchmessers der Centralkapsel deutlich in die Erscheinung tritt; ebenso erkennt man die vollkommen durchgeführte Trennung der Kerne, deren Membranen sich an der Berührungsfläche durch das Dazwischentreten einer dünnen Protoplasmaschicht voneinander gesondert haben.

Textfig. V stellt einen späteren Zeitpunkt in dem Prozeß der Teilung dar. Die Streckung der Centralkapsel hat gegenüber dem in Textfig. U wiedergegebenen Zustand noch mehr zugenommen. Die Kerne erscheinen als völlig abgerundete Gebilde. Sie sind weit auseinandergerückt und zeigen bei dem abgebildeten Exemplar einen besonders großen Abstand.[1]) Alles deutet darauf hin, daß die betreffende Centralkapsel unmittelbar vor der Durchteilung steht.

In einigen ganz wenigen Fällen, bei *Aulacantha scolymantha* nur ein einziges Mal, beobachtete ich, daß auf dem Wege der direkten

[1]) Eine derartig beträchtliche Entfernung zwischen den Kernen ist mir bei keinem anderen in direkter Kernteilung begriffenen Individuum wieder begegnet.

Teilung aus einem Mutterkern drei Tochterkerne hervorgegangen waren. Es war dies ein schon fortgeschritteneres Stadium. Die Kerne waren bereits gut abgerundet. Sie erschienen nicht in einer Reihe angeordnet, sondern im Dreieck, so daß einer derselben vor dem Zwischenraum der beiden anderen lag. Die betreffende Centralkapsel mit einem Teil des Phäodiums und einer Anzahl abgebrochener Radialstacheln findet sich auf Taf. XIII, Fig. 31 im Bilde wiedergegeben. Ich habe das Exemplar außerdem auch in Querschnitte zerlegt, von denen einer aus der Mitte der Serie in Fig. 32, Taf. XIII dargestellt worden ist. Die Centralkapsel ist infolge der besonderen Lage der Kerne im Querschnitt fast dreieckig.

Es sei bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen, daß eine Dreiteiligkeit auch bei der Mitose des *Aulacantha*-Kernes einmal zur Beobachtung kam. In jenem Falle handelte es sich um eine dreiflügelige Äquatorialplatte (vgl. Teil I, p. 227). Während es unter Berücksichtigung der späteren Umgestaltungen bei der Mitose wohl als sicher ausgeschlossen gelten kann, daß es zur Bildung dreier Tochterkerne und Centralkapseln kommt, spricht bei der direkten Teilung alles zugunsten dieser Annahme.

Im Hinblick auf die Kernstruktur bemerkte ich weiter oben, daß durch das Auftreten des Kernspaltes die radiär-spongiöse Anordnung der Chromatinzüge nicht verändert werde, resp. daß sich die ursprüngliche Struktur bei den jungen Tochterkernen in gleicher Weise wieder herausbilde (vgl. Taf. XIII, Fig. 25). Es sind mir zweifellose Fälle begegnet, wo der gleiche Bau dann auch später noch erhalten blieb, so daß die Kerne offenbar noch im Ruhestadium in das von den selbständig gewordenen Tochterkapseln begonnene Leben eintraten. Die drei Textfiguren T bis V illustrieren diesen Entwicklungsgang. Ich habe aber den bestimmten Eindruck gewonnen, daß dieses Verhalten die Ausnahme darstellt und daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gleich nach der Spaltung des Kernes die Tochterkerne in die Vorbereitung zur nächsten und zwar zu einer auf mitotischem Wege erfolgenden Teilung eintreten.

Vergleichen wir Fig. 26 mit Fig. 25, so erkennen wir bei jener eine merkliche Verfeinerung der Chromatinstränge und der centralen Massen, wie eine solche das erste charakteristische Anzeichen der beginnenden Mitose darstellt. Auch bei dem dreikernigen Exemplar (Fig. 32) sind die Chromatinmassen schon feiner verteilt, als dies im ruhenden Kern der Fall zu sein pflegt, wenn auch die Entwicklung noch nicht ganz so weit fortgeschritten ist, wie bei dem vorerwähnten Individuum (Fig. 26).

Die folgenden Vorgänge am Kerne, so weit ich sie beobachtet habe, sind völlig die gleichen, wie sie bei Besprechung der Mitose bereits früher von mir geschildert wurden, so daß ich mich mit einem Hinweis auf die betreffende Stelle im ersten Teil dieser Arbeit (p. 215) begnügen kann. Erwähnt sei hier nur noch, daß alle Umwandlungen der Struktur sich an den Kernen gleichzeitig vollziehen, so daß man sie stets beide in demselben Zustande der Entwicklung findet.

Von späteren Stadien aus der Reihe der vorbereitenden Phasen habe ich hier nur noch eine Abbildung gegeben (Fig. 29). Sie zeigt die beiden Tochterkerne durch einen etwas größeren Zwischenraum getrennt. An Stelle des spongiösen Maschenwerkes sehen wir feine Chromatinfäden ausgebildet, die ihrerseits noch deutlich eine radiäre Anordnung erkennen lassen. Weiter in der Entwicklung fortgeschrittene Kernzustände habe ich bei noch in Teilung begriffenen Centralkapseln nicht beobachtet. Dagegen fand ich des öfteren junge, eben selbständig gewordene Kapseln, deren Kerne Fadenstruktur zeigten. Danach dürfte dieses Kernstadium den Grenzpunkt bezeichnen, bis zu welchem bei der Teilung die Hälften miteinander im Zusammenhange bleiben.

Die Beobachtung, daß schon der mütterliche Kern gelegentlich einmal in die Vorbereitung zur Mitose einträte und dann erst die Durchspaltung erfolge, habe ich, wie ich noch bemerken will, nicht gemacht, die Verfeinerung der Kernstruktur, die die mitotische Teilung einleitet, zeigte sich stets erst nach Auftreten des Spaltes.

b) Das Endoplasma.

Bei der Mitose des *Aulacantha*-Kernes sehen wir das intrakapsulare Protoplasma eine nicht unwesentliche Rolle spielen. Infolge der Auflösung der Kernmembran tritt es in nächste Beziehung zu den Bestandteilen des Kernes und es vollziehen sich an ihm Umwandlungen verschiedener Art, die seine Teilung vorbereiten. Im Gegensatz dazu nimmt im Falle der direkten Kernvermehrung das Endoplasma keinen aktiven Anteil an den Vorgängen der Teilung. Es erfährt keinerlei besondere Strukturveränderungen, bewahrt vielmehr während aller sich sonst vollziehenden Wandlungen im großen und ganzen sein ursprüngliches Aussehen. Erst im Moment der Teilung wird seine Masse durch einfache Zerschneidung in zwei gleiche Hälften zerlegt. Dieser Umstand zeigt, daß die zellplattenartige Differenzierung, wie sie in anderen Fällen bei *Aulacantha* zu

beobachten ist, für diese Form durchaus kein unentbehrliches Requisit der Teilung darstellt.

Bezüglich des Verhaltens des Endoplasmas in den die Teilung einleitenden Stadien wäre nur zu erwähnen, daß, sobald die Spaltung des Kernes beginnt, das Endoplasma zwischen die Hälften eindringt und die entstehende Lücke ausfüllt. Abgesehen von den Randpartien, wo durch die Rundung der Kernwandungen ein breiterer, sich nach innen zu verschmälernder Zwischenraum gebildet wird, ist die die Kernhälften voneinander trennende Protoplasmaschicht zunächst nur sehr dünn (vgl. Taf. XIII, Fig. 26). Infolgedessen vermissen wir in den mittleren engeren Teilen des Spaltraumes anfänglich auch jede deutlichere Vacuolisierung, die von den breiteren Randpartien aus zwischen die Kerne vordringt. Zunächst treten einzelne länglich gestreckte schmale Vacuolen auf, diese runden sich dann später vollkommener ab, wenn sich ihnen mit der Dickenzunahme der trennenden Schicht der nötige Raum dazu bietet. Daß das Auftreten „bläschenförmiger Einschlüsse“ bei diesem Fortpflanzungsmodus nicht zu beobachten ist, sei der Vollständigkeit wegen noch bemerkt.

c) Ringförmige Durchtrennung der Kapselmembran.

Der einfachen Art der Teilung des Kernes entspricht auch der vereinfachte Modus der Kapselteilung. Während bei der Kernvermehrung durch Mitose eine Furche an der Centralkapsel auftritt, die von der aboralen Seite her zwischen die in Rekonstruktion begriffenen Tochterkerne vordringt und so eine allmähliche Zerlegung der Kapsel in zwei gleiche Hälften bewirkt, vollzieht sich die Durchteilung im vorliegenden Falle in der Weise, daß die in der Teilungsebene gelegene Protoplasmaschicht, die während aller sonstigen Umwandlungen in voller Dicke erhalten bleibt, erst im Moment der Trennung der Hälften eine Spaltung erleidet.

Eine Vorbereitung erfährt der Teilungsprozeß der äußeren Partien der Centralkapsel nur durch das Auftreten einer ringförmigen, die Centralkapsel in der Ebene des Kernspaltes an der Oberfläche umgreifenden zarten Rille, die sich als eine Unterbrechung der derben Kapselmembran darstellt. Die seitlichen Ränder der Membran erscheinen an dem conservierten Material meistens etwas verdickt, sie divergieren in ihrem Verlaufe gewöhnlich ein wenig in der Nähe des aboralen Poles, während sie im übrigen eine parallele Richtung innehalten. Am oralen Pole der Centralkapsel ist der Ring auf eine kurze Strecke durch die Hauptöffnung unterbrochen. Er tritt beider-

seitig in der Mittellinie, wo späterhin die Trennung der Hälften erfolgt, an die Astropyle heran. Man sieht diese Dinge deutlich an den Textfiguren U und V. Außerdem verweise ich auch noch auf die Schnittbilder auf Taf. XIII, an denen die Unterbrechung der Membran, und hier und da auch die leichte Verdickung der Randstellen gut erkennbar ist. Eine Durchschneidung der Kapselmembran in der Teilungsebene kommt auch dort zur Ausbildung, wo der Teilungsprozeß zur Entstehung dreier Tochterkerne führt. In diesem Falle findet man statt der einfachen ringartigen Rille in der Membran drei bogenförmige Unterbrechungsstellen entwickelt, die von dem oralen nach dem aboralen Pole der Centralkapsel verlaufend, den zwischen den Kernen gelegenen drei Trennungsebenen angehören (vgl. hierzu den Querschnitt Fig. 32 auf Taf. XIII).

Zu erwähnen habe ich noch, daß das Endoplasma im Grunde der Rille nicht nackt an die Oberfläche tritt, sondern, daß es von einem zarten Häutchen bedeckt wird. Offenbar ist es die feine innere Lamelle der zweischichtigen Kapselmembran, also die sog. Endocapsa die hier zutage liegt, während sich die Unterbrechung nur auf die derbe äußere Schicht, die Ectocapsa, beschränkt.

Was schließlich noch den Zeitpunkt betrifft, auf dem der ringförmige Einschnitt in der Kapselmembran zur Anlage kommt, so geht schon aus dem in Fig. 25 wiedergegebenen Schnittbilde hervor, daß die Unterbrechung schon in einer recht frühen Phase des Teilungsprozesses, d. h. in einem Entwicklungsstadium, das die beiden Tochterkerne erst durch eine feine Scheidewand getrennt zeigt, sich ausgebildet findet. An Totalpräparaten konnte ich die feine Rille, die ohnehin bisweilen nur ziemlich schwer zu sehen ist, nicht überall in den ersten Stadien der Teilung entdecken (vgl. Textfig. T). Ich möchte nach meinen Beobachtungen annehmen, daß sie den allerfrühesten Teilungszuständen noch fehlt und daß sie dann gleichzeitig mit dem Beginn der Teilung der Hauptöffnung angelegt wird.

d) Die Öffnungen der Centralkapselmembran.

Von den Öffnungen der Centralkapselmembran zeigt die Astropyle ein Verhalten, das für den in Rede stehenden Fortpflanzungsmodus ganz charakteristisch ist, und das deutlich abweicht von den Erscheinungen, wie sie an der Hauptöffnung im Verlaufe der unter mitotischer Kernvermehrung vor sich gehenden Zweiteilung zu beobachten sind.

Während im letzteren Falle die Astropyle lange Zeit ungeteilt bleibt und sie erst in den Schlußstadien der Rekonstruktion der Tochterkerne eine Zerlegung in zwei Hälften erfährt, sehen wir bei der direkten Kernhalbierung sehr früh schon eine Teilung der Hauptöffnung in zwei sekundäre Astropylen für die Tochterkapseln sich vollziehen. Nur in den allerersten Phasen des Fortpflanzungsprozesses finden wir den einfachen runden Öffnungsdeckel von leicht gewölbter Form, wie ihn *Aulacantha* für gewöhnlich besitzt, mit der Öffnung in der Mitte und den radiär um das Centrum angeordneten Lamellen im Innern. Ein derartiger früher Entwicklungszustand, bei dem die Astropyle noch keinerlei Anzeichen der bevorstehenden Teilung erkennen läßt, ist in Textfig. T zur Darstellung gebracht. Die Centralkapsel besitzt noch die gewohnte annähernd kugelige Gestalt. Der Kern ist zwar bereits durchgeteilt, doch ist die Zwischenwand, welche die Hälften voneinander trennt, noch außerordentlich dünn.

In den unmittelbar anschließenden Stadien, bei denen die Tochterkerne sich schon etwas mehr abgerundet haben und gleichzeitig damit eine stärkere Streckung der Querachse der Centralkapsel stattgefunden hat, ist das Bild, das die Astropyle bietet, schon verändert (vgl. Textfig. U). Die ursprünglich einfache Hauptöffnung ist zweiteilig geworden und jede Hälfte trägt auf der Höhe eine besondere Mündung. Die in die äußere Membran einschneidende Rille tritt an den Öffnungsdeckel in der Mittellinie heran, wo die beiden Hälften noch zusammenhängen und infolge der Rundung die den Rand des Deckels bezeichnende Linie nach innen eingezogen ist.

Ein Querschnitt durch eine in Teilung begriffene Astropyle zeigt in diesem Stadium das Aussehen, wie es Fig. 28 auf Taf. XIII wiedergibt. Der Außenkontur des Öffnungsdeckels weist eine deutliche Einbuchtung in der Medianlinie auf. Im Innern deuten die beiden helleren Centren die Lage der Mündungen an. Um diese herum sehen wir zwei gesonderte radiäre Lamellensysteme ausgebildet, die an den einander zugekehrten Seiten ineinandergreifen, aber doch bereits gut die Ebene, in der späterhin die Trennung erfolgt, erkennen lassen.

Wo der mütterliche Kern durch direkte Teilung in d r e i Tochterkerne zerfällt, kommt es auch zur Ausbildung von drei Astropylen. Die Art und Weise, wie sich an der primären Hauptöffnung die Dreiteilung vollzieht, bringt Fig. 33 auf Taf. XIII zur Anschauung. Die Abbildung gibt einen etwas schief zur Hauptachse gerichteten Querschnitt durch die in Teilung begriffene Astropyle der betreffenden Centralkapsel wieder. Man erkennt unschwer die drei noch inein-

andergreifenden radiären Lamellensysteme mit ihren durchsichtigeren Centren.

Mit dem Auseinanderrücken der Tochterkerne und ihrer weiteren Abrundung geht auch eine vollständigere Ausbildung der beiden Astropylen-Anlagen einher. Die Entfernung zwischen den Mündungen wird größer und die radiären Lamellensysteme in ihrer Umgebung vervollständigen sich mehr und mehr. Einen derartigen späteren Entwicklungszustand habe ich in Textfig. V dargestellt. Die Centralkapsel steht unmittelbar vor der Durchteilung. Die neuen Hauptöffnungen sind so gut wie vollständig ausgebildet und hängen nur noch an einer schmalen Stelle miteinander zusammen.

Im Querschnitt gewährt ein ähnlich weit fortgeschrittenes Stadium der jungen Astropylen den Anblick der Fig. 30 auf Taf. XIII. Wir sehen, wie die Lamellen rings um die Centren die charakteristische radiäre Anordnung zeigen. Die beiden Systeme greifen jetzt nicht mehr ineinander, sondern sie sind bereits durch einen feinen Zwischenraum getrennt. Der nächste Entwicklungsschritt wird diese Gebilde mit der Durchteilung der Centralkapsel zur vollen Selbständigkeit bringen.

Bezüglich der Parapylen ist zunächst zu bemerken, daß die beiden primären Öffnungen einer Ebene angehören, die zwischen der durch den Kernspalt bezeichneten und der senkrecht dazu gerichteten Längsebene gelegen ist. Es wurde dies weiter oben schon in anderer Form erwähnt, als ich hervorhob, daß die Ebene des Kernspaltes und die Frontalebene sich unter einem schiefen Winkel schneiden. Ich wies bei der Gelegenheit auch bereits darauf hin, daß das Lageverhältnis der Parapylen zur Teilungsebene der Centralkapsel mithin genau das gleiche sei, wie im Falle der mitotischen Kernvermehrung. Ich will hier auf Fig. 27, Taf. XIII aufmerksam machen, wo ein Querschnitt durch die aborale Hälfte einer mit zwei durch direkte Teilung entstandenen Kernen ausgestatteten Centralkapsel wiedergegeben ist, in den infolge günstiger Orientierung des Objektes beim Schneiden gleichzeitig beide primären Nebenöffnungen gefallen sind.

Auch bei der Teilung unter amitotischer Kernvermehrung entwickeln sich bereits während des Teilungsprozesses zwei sekundäre Parapylen, so daß nach der Trennung der Tochterkapseln jede derselben schon zwei Nebenöffnungen aufzuweisen hat.

Die Lage der jungen Nebenöffnungen entspricht auch vollkommen derjenigen, die diese Neubildungen im Falle der mitotischen Kernteilung zeigen. Hier wie dort sehen wir die jungen Parapylen sich in einer senkrecht zur Hauptachse gerichteten Ebene entwickeln.

die annähernd gleichen Abstand vom oralen und aboralen Pole der Centralkapsel hat, während die beiden primären Nebenöffnungen näher dem aboralen Kapselpole gelegen sind. Wie bei der Zweiteilung unter Mitose, so sind auch im vorliegenden Falle die beiden durch die Mitte der Astropyle gehenden Ebenen, in denen einerseits die ursprünglichen, andererseits die neu gebildeten Parapylen liegen, miteinander gekreuzt. Sie schneiden sich in der Teilungsebene der Centralkapsel, gegen die sie spitzwinklig geneigt sind.

Diese Dinge dürften durch den Hinweis auf die abgebildeten Querschnitte klarer verständlich werden. In Fig. 29 auf Taf. XIII haben wir einen der mittleren Schnitte vor uns, der rechts oben und links unten die beiden neu angelegten Nebenöffnungen aufweist. Die primären Parapylen würden in einem der kleineren mehr aboralen Querschnitte, und zwar bei der gleichen Orientierung kreuzweise zu den ersteren, links oben und rechts unten zu suchen sein. Um die vier Parapylen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen beisammen zu haben, wäre es nur nötig, ein paar entsprechende, gleich orientierte Querschnitte, wie beispielsweise Fig. 27 und Fig. 29 der Taf. XIII, miteinander zu kombinieren.[1]) So viel über die relativen Lageverhältnisse der alten und der neu angelegten Parapylen.

Hervorzuheben ist weiter noch, daß auch die absolute Lage der Öffnungen bei direkter Teilung des Kernes regelmäßig die gleiche ist und in diesem Punkte wiederum Übereinstimmung mit den Befunden bei der mitotischen Teilung herrscht. So ist denn die Verschiedenheit in den Abbildungen, von denen beispielsweise Fig. 29 die jungen Nebenöffnungen in entgegengesetzter Lage als Fig. 25 zeigt,[2]) nur eine Folge der verschiedenen Orientierung der Schnitte bei der Zeichnung. Im ersteren Falle ist das Objekt vom aboralen Pole aus gesehen, das andere Mal von der oralen Seite her dar-

---

[1]) Die in den Bildern zum Ausdruck kommende Verschiedenheit der Kernstadien braucht nicht weiter in Betracht gezogen zu werden. Der zu Fig. 27 gehörende mehr mediane Querschnitt Fig. 26, der andernfalls zum Vergleich heranzuziehen gewesen wäre, läßt die neugebildeten Parapylen vermissen. Sie waren auf zwei der benachbarten Schnitte verteilt, die sich, da es mir bei dem Bilde in der Hauptsache auf die Kerne ankam, weniger gut für die Wiedergabe eigneten. Wir würden uns die jungen Nebenöffnungen in der Figur links unten und rechts oben zu denken haben.

[2]) Die letztere Figur weist nur eine der beiden Neubildungen auf, die andere junge Parapyle befand sich in dem nächsten Querschnitte. Eine hellere Protoplasmastelle am linken oberen Rande verrät jedoch auch hier schon den Ort ihrer Lage.

gestellt. (Vgl. hierzu Teil I, p. 252; Taf. XIV, Fig. 8 und 9 sowie Taf. XV, Fig. 12 und 13.)[1])

Bei dem schon mehrfach erwähnten Exemplar mit drei Kernen fand ich entsprechend der Kernzahl auch drei primäre Nebenöffnungen entwickelt, neben jedem Kern eine. Ebenso ließen sich drei junge Parapylen nachweisen. Sie lagen in der Gegend des größten Querschnittes, alternierend mit den primären Nebenöffnungen, also in gleicher Weise verteilt, wie dies bei der Zweiteilung des Kernes der Fall ist.

Was die Entwicklungsstufe betrifft, auf der die neuen Nebenöffnungen angelegt werden, so läßt sich der Zeitpunkt hier nicht so gut fixieren wie bei der Teilung unter Mitose. Dort findet man die ersten Stadien der neu entstehenden Parapylen zur Zeit des zweiten Knäuels. Im vorliegenden Falle sehen wir sie in der Ausbildung schon verhältnismäßig weit fortgeschritten, wenn der Zustand des Kernes noch auf den ersten Beginn des Teilungsprozesses hindeutet (vgl. Fig. 25). Es hat danach den Anschein, daß die Anlage der neuen Bildungen bereits vor Auftreten des Kernspaltes erfolgt, d. h. zu einer Zeit, da an der Centralkapsel überhaupt noch keinerlei deutlichere Anzeichen der bevorstehenden Teilung bemerkbar sind.

Die Bildung der neuen Parapylen nimmt offenbar den gleichen Verlauf wie im Falle der mitotischen Kernteilung, ich habe nichts gefunden, was für das Bestehen irgendwelcher Unterschiede in dem Gange der Entwicklung gesprochen hätte.

e) Abschließende Vorgänge des Teilungsprozesses.

Nachdem sich an der Centralkapsel die im vorstehenden geschilderten teils inneren, teils äußeren Veränderungen vollzogen haben, erfolgt schließlich in der durch das Auftreten des Kernspaltes schon frühzeitig bezeichneten Ebene die Durchteilung der Kapsel. Die Zerlegung derselben in zwei kleinere Tochterkapseln ist ein einfacher Halbierungsprozeß ohne Besonderheiten. Die Astropyle ist geteilt, die beiden neuen Parapylen sind angelegt und schon weit in der Entwicklung fortgeschritten, die derbe Membran der Centralkapsel zeigt sich infolge des Auftretens der ringförmigen Rille in der Ebene des Kernspaltes schon durchschnitten. So beschränkt sich der ganze Vorgang darauf, daß die Endoplasmaschicht zwischen

[1]) Die vergleichsweise schwache Andeutung der Parapylen in den früheren Bildern ist auf die Reproduktion zurückzuführen.



den Kernen durchgeteilt wird, daß die Hälften auseinanderweichen und an der Trennungsfläche die fehlende Membran zur Ausbildung kommt. Der letztere Prozeß vollzieht sich, wie bemerkt, erst nachträglich. Ich habe nie irgendwelche Anhaltspunkte dafür gefunden, daß die Membran an der Trennungsfläche schon vor der Zerlegung der Centralkapsel zur Anlage käme.

Hinsichtlich der Verteilung der extracapsularen Körperbestandteile auf die Tochtertiere habe ich dem diesem Gegenstande gewidmeten Abschnitte im ersten Teile der Arbeit nichts Neues hinzuzufügen. Die Teilung vollzieht sich in der gleichen Weise, wie es dort für die Stadien nach Ablauf der Mitose geschildert wurde.[1]) Es werden also für die Bildung der Tochterindividuen die extracapsularen Körperbestandteile einfach halbiert und die auseinanderrückenden Tochterkapseln werden zu zwei gesonderten Centren, um die sich jene herumgruppieren. Der fehlende Bestand an Radialstacheln und Tangentialnadeln wird, soweit dies nicht vorher schon geschehen ist, nach der Trennung der Individuen durch Neubildung wieder auf die ursprüngliche Höhe gebracht.

f) Mitotische und amitotische Teilungszustände.

Die unter mitotischer und direkter Kernvermehrung sich abspielenden Vorgänge der Zweiteilung verlaufen, wie wir gesehen haben, in mehrfacher Beziehung unter einem recht verschiedenen Bilde. An der Hand der vorliegenden Beobachtungen wird es uns ein leichtes sein, im einzelnen Falle — wenigstens, solange eine Trennung der Tochterkapseln noch nicht erfolgt ist — zu entscheiden, ob ein Entwicklungsstadium dem einen oder dem anderen Fortpflanzungsmodus zugehöre. Wenn Karawaiew der Irrtum begegnete (vgl.

[1]) Wenngleich nach erfolgter Trennung der Tochterkapseln nicht leicht mit Sicherheit zu entscheiden sein wird, welchem Teilungsmodus die jungen Centralkapseln ihren Ursprung verdanken, so hätten, falls wirklich Unterschiede irgendwelcher Art beständen, solche zur Beobachtung kommen müssen.

Eine Verschiedenheit besteht jedoch bezüglich der Weiterentwicklung der Tochtertiere und, unter der Voraussetzung, daß eine Verfolgung ihrer Schicksale möglich wäre, vermöchte man aus letzteren Aufschluß über die voraufgegangenen Erscheinungen zu erhalten. In dem einen wie in dem anderen Falle können wir bei den Tochterkernen zunächst eine radiäre Fadenstruktur ausgebildet finden. Während im Zusammenhange mit der Mitose jedoch die weiteren Veränderungen rückläufig sind und zur Herausbildung des spongiösen Kernzustandes führen, nimmt im Anschluß an die direkte Teilung die Entwicklung einen umgekehrten, progressiven Verlauf, indem sie den gleichen Weg wie bei den vorbereitenden Phasen der Mitose einschlägt.

Teil I, p. 205), daß er Exemplare von *Aulacantha* mit zwei vollständig ausgebildeten und die spongiöse Struktur des Ruhezustandes aufweisenden Kernen in derselben Centralkapsel für ein späteres Stadium der indirekten Kernteilung hielt, so erklärt sich dies daraus, daß Karawaiew ausschließlich die Zweiteilung unter mitotischer Kernvermehrung, und aus dieser Entwicklungsreihe auch nur ein paar zeitigere Stadien kannte.

Hat man ein Stadium vor sich, bei dem zwei oder vielleicht gar drei vollständig entwickelte Kerne in einer abgerundeten, keine Anzeichen der Durchschnürung zeigenden Centralkapsel liegen, so kann man sicher sein, zumal wenn die Kerne eine spongiöse Struktur besitzen, daß es sich in diesem Falle um voraufgegangene Amitose handelt, denn bei der Mitose weisen die Tochterkerne noch Einstülpungen bis zur erfolgten Durchschnürung der Centralkapsel auf und runden sich erst nach Trennung der Tochterkapseln vollkommen ab (vgl. Teil I, Textfig. Y). Zu diesen Unterschieden kommt für die erstere Fortpflanzungsart weiter noch die frühzeitig auftretende Halbierung der Astropyle und die Ausbildung einer in die Teilungsebene fallenden ringförmigen Unterbrechung der Kapselmembran hinzu.

Abgesehen von den beiden letzteren, weniger in die Augen springenden Merkmalen der Teilung unter direkter Kernvermehrung ist für die frühen Stadien dieses Fortpflanzungsmodus — und hierher sind ein paar der von V. Haecker abgebildeten Fälle zu rechnen — das Vorhandensein eines schmalen glatten Kernspaltes und damit verbundene etwa halbkugelige Form der jungen Tochterkerne ein untrügliches Charakteristikum.

Eine ganz ähnliche Art der Kernteilung — soweit die äußere Erscheinung in Frage kommt — beschreibt Gruber (1883, 1894) für eine Amöbe. In diesem Falle handelt es sich ebenfalls nicht um eine allmähliche Durchschnürung, sondern um eine einfache Spaltung des Kernes, dessen Hälften nach der Zerklüftung an der Spaltungsfläche vollkommen abgeplattet erscheinen und sich erst nachher abrunden. Von anderen derartigen Befunden sei die Beobachtung von Greeff (1866) erwähnt, der bei seiner *Amoeba brevipes* die Teilung unter einfacher Durchschneidung des Kernes vor sich gehen sah.

Einfache Spaltung des Kernes findet man auch bei der Amitose der Vielzelligen. Ich verweise in dieser Beziehung auf die Untersuchungen von O. vom Rath (1891), von Child (1907 a u. b) und anderen. Die von vom Rath (l. c. p. 356, Fig. 3) gezeichneten Kerne sind nicht hantelartig eingeschnürt, sondern erscheinen wie durch einen

scharfen Schnitt in zwei Teile zerlegt, ebenso zeigen in den CHILD'schen Abbildungen die jungen, soeben getrennten Tochterkerne „flattened faces where they were previously in contact“; wie bei *Aulacantha* trennt ein glatter, schmaler Spalt die Hälften (1907 b, Fig. 8, VII; Fig. 10, I). Nicht minder ähnliche Teilungsbilder gibt PATTERSON (1908, Fig. 3, 7 u. 8). Allerdings soll nach CHILD die alte Kernmembran gelegentlich noch eine Zeitlang die Teilstücke vereinigen, was bei *Aulacantha* nicht der Fall ist, nach GRUBER aber auch bei *Amoeba proteus* die Regel sein soll.

Es wäre noch einiges Weitere über die Beziehungen der amitotischen zur mitotischen Teilung zu sagen, doch möchte ich mich, da ich weiter unten auf diese Dinge zurückzukommen haben werde, hier auf die obigen Ausführungen beschränken.

E. Fortpflanzung durch Schwärmerbildung.

(Hierzu Taf. XIV, XV und XVI.)

Über die Bildung von Gameten bei den Tripyleen und die bei dieser Fortpflanzungsart sich abspielenden Vorgänge war bislang ebenfalls noch nichts bekannt. Die ersten Angaben über diesen Gegenstand brachten meine beiden vorläufigen Mitteilungen (1896 a und 1896 b), in denen ich, allerdings nur in den äußersten Umrißlinien, den Verlauf des Prozesses skizzierte. Später hat dann auch IMMERMANN (1904) einen der damals von mir erwähnten Entwicklungszustände, und zwar gleichfalls bei *Aulacantha scolymantha*, beobachtet. IMMERMANN selbst war bei diesem einzelnen Funde allerdings noch im Unklaren, ob das Stadium tatsächlich dem in Rede stehenden Entwicklungsgange angehöre, wie er auch in der Deutung des Skeletzustandes bei dem betreffenden Exemplar nicht sonderlich glücklich war,[1]) doch lassen die gegebene Abbildung

[1]) IMMERMANN referiert bei der Gelegenheit (l. c. p. 13) auch über meine früheren Befunde, bringt dabei jedoch, wie ich bemerken muß, meine Schilderung der vorbereitenden Phasen in einen von mir nicht beabsichtigten Zusammenhang mit anderen gleichzeitig von mir gemachten Angaben über das Auftreten eigentümlicher, mit Fettkügelchen erfüllter Bläschen im Innern der Centralkapsel von *Aulacantha*. Da diese Zustände noch Gegenstand einer besonderen Mitteilung werden sollen, so will ich mich hier darauf beschränken, zu betonen, daß ich die in Rede stehenden Bildungen mit degenerativen Vorgängen in Beziehung bringe

und Beschreibung hinsichtlich der Zugehörigkeit des Zustandes zur Schwärmerentwicklung keinen Zweifel bestehen. V. Haecker hat in dem ihm vorliegenden Tripyleen-Material keine Stadien der Schwärmerbildung gefunden. Nach meinen eigenen Erfahrungen sind sie auch recht selten, namentlich die charakteristischsten späteren Entwicklungszustände.

Die ersten im Innern der Centralkapsel bei der Gametenbildung sich abspielenden Veränderungen entziehen sich leicht der Beobachtung, wenn man sich auf die Untersuchung ganzer Tiere beschränkt; man muß mit den Verhältnissen schon näher vertraut sein, um die geringen Unterschiede im Aussehen der Individuen richtig zu deuten. Erst wenn der primäre Kern durch Abgabe von Chromatin eine merkliche Verringerung seiner Größe erfahren hat, fallen die zur Bildung von Gameten sich anschickenden Tiere unter der Menge deutlicher auf.

Zur genaueren Untersuchung bedarf es aber auch hier der Anwendung der Schnittmethode, die uns erst einen Einblick in die Einzelheiten der am Kern und im Endoplasma sich vollziehenden Vorgänge ermöglicht.

Der wichtigste Prozeß im Verlaufe der Entwicklung der Gameten ist die Auflösung oder Disintegration des Aulacanthen-Kernes, die schließlich zu einem vollständigen Schwund des primären Nucleus führt. Statt seiner finden wir alsdann eine Unmenge kleiner Kerngebilde durch das Endoplasma zerstreut.

Betrachten wir einen Schnitt durch eine Centralkapsel im Beginne dieses Vorganges (vgl. Taf. XIV, Fig. 34), so sehen wir den primären Kern in seinem allgemeinen Aussehen noch nicht wesentlich verändert: wir bemerken im Innern desselben dickere Chromatinzüge, die vielfach eine radiäre Lagerung zeigen und zwischen ihnen kleinere Brocken. Höchstens fällt eine noch gleichmäßigere Verteilung der chromatischen Substanz auf, so daß die vorhandenen Lücken nicht so groß erscheinen wie dies sonst oft der Fall ist. Untersucht man den Kern genauer, so erkennt man, daß diese Erscheinung mit einer stärkeren Zerklüftung der Chromatinmassen und einer Zunahme der Menge der von den Hauptsträngen losgelösten Teile im Zusammenhange steht.[1] Im übrigen läßt sich

und an einen Zusammenhang mit der Schwärmerbildung keineswegs glaube, wie ich auch bei meiner damaligen, nur die Hauptpunkte der Beobachtungen berührenden Darstellung bereits von „degenerativen Erscheinungen“ sprach.

[1]) Das dunklere Aussehen des primären Kernes in den Präparaten, das auch in den Figuren 34 u. 35 in die Erscheinung tritt, ist in der Hauptsache darauf zurück-

noch feststellen, daß die bereits früher (Teil I, p. 217) beschriebenen Paranucleinkügelchen auch jetzt keineswegs fehlen, sie liegen, zu Häufchen von verschiedener Gestalt vereinigt, zwischen den Chromatinteilen zerstreut. Als Anzeichen des beginnenden Zerfalls des primären Kernes ist dagegen noch das Schwinden der Kernmembran hervorzuheben. Sie scheint jedoch nicht gleichzeitig in ihrer ganzen Ausdehnung aufgelöst zu werden, denn während sie streckenweise fehlte, meine ich sie an anderen Stellen noch als feines Häutchen erkannt zu haben.

In die Zeit, da der Kern das geschilderte Aussehen annimmt, fällt auch das Auftreten der ersten Chromatinkörperchen im Endoplasma. Teile des primären Kernes lösen sich ab und wandern in das umgebende Plasma hinüber, wo sie sich nach allen Seiten hin zerstreuen (Taf. XIV, Fig. 34). Wenn auch im weiteren Verlaufe der Entwicklung gelegentlich eine viel feinere Verteilung des Chromatins zu beobachten war, so dürfte es doch feststehen, daß die zu Anfang im Endoplasma erscheinenden Chromatingebilde nicht erst aus einer nachträglichen Verschmelzung kleinerer Granula hervorgehen, sondern, daß sie auf direktem Wege durch Fragmentation des primären Kernes ihren Ursprung nehmen. Darauf deutet auch der Umstand hin, daß im Kerne selbst gleichzeitig zahlreiche abgetrennte Chromatinportionen von ähnlicher Größe sichtbar waren.

Die losgelösten Teile des primären Kernes, die die Gestalt hufeisenartig gebogener Schleifen annehmen, und deren vollkommen chromosomenartiges Aussehen uns zu der Annahme führen muß, daß die Auflösung des Kernes einen Zerfall desselben in die einzelnen Segmente bedeutet, umgeben sich im Endoplasma mit einer durch eine feine Membran begrenzten Vacuole. Die größten Vacuolen hatten einen Durchmesser von 8 μ. An den Chromatinschleifen selbst ließ sich eine Längsspaltung feststellen. Außer der Chromatinschleife war im Innern jedes derartigen Bläschens noch eine kleine Menge einer faserigen protoplasmatischen Substanz zu bemerken, die beim lebenden Tiere wohl gleichmäßiger verteilt, sich in dem geschnittenen Objekt, offenbar infolge der Einwirkung der Reagentien, meist zu einer dichteren Masse in der Um-

zuführen, daß im Interesse einer ausreichenden Färbung der im Endoplasma sich findenden kleineren Chromatinpartikelchen bei der Differenzierung der Eisenhämatoxylinfärbung im Eisenoxydammoniak nicht so weit wie sonst gegangen werden durfte. Es mag aber außerdem auch noch eine größere Dichtigkeit der chromatischen Substanz bestehen, die eine energischere Bindung des Farbstoffes in diesem Stadium bewirkt.

gebung der Chromatinschleife kontrahiert zeigte. Ich habe in Fig. 42 auf Taf. XV eine kleinere Endoplasmapartie mit mehreren solcher Bläschen, an denen man die erwähnten Einzelheiten gut erkennt. bei stärkerer Vergrößerung zur Darstellung gebracht. Auf die Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den „Chromosomenbläschen“, die V. Haecker (1907 b) in gewissen Fortpflanzungsstadien bei *Oroscena* beobachtete, sei an dieser Stelle nur kurz hingewiesen.

In anderen Fällen hatten die Bläschen, abgesehen davon, daß sie kleiner waren, ein abweichendes Aussehen, das in Fig. 43 wiedergegeben ist. Statt des bandartig abgeflachten Chromatinstückes erblickt man hier in ihrem Innern ein mehr oder minder rundliches Körperchen, in dessen Umgebung sich eine schwächer färbbare fädige Substanz ausgebreitet findet. Häufig fanden sich Bläschen mit zwei durch Teilung entstandenen und bald noch dicht zusammenliegenden, bald bereits weiter auseinander gerückten kleineren Chromatineinschlüssen, oder das ganze Bläschen war schon in zwei gesonderte Teile zerfallen, die durch ihre Lage oft genug noch deutlich ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit erkennen ließen.

Ich nehme an, daß das eben geschilderte Kernstadium. das in seinem Bau an die Verhältnisse erinnert, wie Prowazek (1905 b, p. 398) sie bei *Plasmodiophora* antraf, aus dem ersterwähnten hervorgeht und der im folgenden zunächst beschriebene Zustand sich weiterhin anschließt, allerdings habe ich nie durch direkte Beobachtung diesen Zusammenhang feststellen können.

Bei noch anderen Stadien fand ich nämlich kleine bläschenförmige Kerngebilde von 3,5 bis 4 μ Durchmesser mit einem geknäuelten Chromatinfaden im Innern und einem oder zwei centrosomenartigen Körperchen. Ein derartiger Kernzustand ist in Fig. 45 zur Darstellung gebracht. Deutlicher noch treten die Einzelheiten an Fig. 46 hervor, die ein paar Kerne aus einem andern besonders günstigen Präparat bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt.

Wenngleich ich diese Phase nur bei späteren Entwicklungsstadien beobachtete, wo die Auflösung des primären Kernes bereits weiter fortgeschritten war, so wird der gleiche Zustand, der uns die Kleinkerne in Vorbereitung zur Mitose zeigt, zweifellos ebenfalls schon auf früheren Stufen zur Ausbildung kommen. Nicht selten sah ich nämlich — und dies auch bereits bald nach Beginn der Disintegrationsvorgänge — die Kleinkerne, deren Membran sich aufgelöst hatte, in mitotischer Teilung begriffen. Der Prozeß hatte gewöhnlich bei allen Kernen etwa gleichzeitig eingesetzt, denn sie waren sämtlich annähernd auf demselben Punkte der Entwicklung.

Nur in einem Falle, in dem der primäre Kern schon verschwunden war, fand ich einerseits Kerne im Knäuelzustand und außer ihnen solche in vorgeschritteneren Stadien der Teilung vor. Erstere überwogen in der oralen Hälfte der Centralkapsel, letztere dominierten dagegen in dem aboralen Teile derselben. Die schon erwähnte Fig. 45 gibt eine Stelle aus einem der Schnitte wieder. Sie zeigt neben einer größeren Zahl von Kernen im Spiremstadium auch einen einzelnen bereits in Durchteilung begriffenen Kern.

Was die Teilung selbst betrifft (vgl. Fig. 47 u. 48), so vollzieht sich dieselbe unter Bildung einer relativ kleinen Anzahl fadenförmiger Chromosomen. Ihre Zahl mochte zehn, höchstens aber zwölf, betragen. Mir sind von Teilungszuständen fast nur solche der späteren Metaphasen und Anaphasen zu Gesicht gekommen. Ob es im Verlaufe der Vorgänge zur Entstehung einer Äquatorialplatte kommt, oder ob die Halbierung einfach in der Weise vor sich geht, daß ähnlich wie es nach Vahlkampf (1905) bei *Amoeba limax* der Fall sein soll, die Fäden quer zur Längsrichtung im Äquator durchgeteilt werden,[1]) kann ich daher nicht mit Sicherheit sagen. Ganz vereinzelt fand ich zwar Zustände, die das Aussehen eines Äquatorialplattenstadiums hatten (vgl. Fig. 48, untere Hälfte links am Rande), doch möchte ich auf diese ganz wenigen Funde, die vielleicht auch eine andere Deutung zulassen könnten, kein allzu großes Gewicht legen. Eine Längsspaltung der Chromosomen wurde in keinem einzigen Falle beobachtet.

Als Besonderheit der Teilungsfiguren fiel das Vorhandensein eines die jungen Kernanlagen miteinander verbindenden Zwischenstückes auf, das gelegentlich viel dicker als die Chromosomen (Fig. 47), sich in solchen Fällen aber nicht so dunkel wie diese färbte, jedoch auch offenbar zum Teil aus chromatischer Substanz bestand. Es war stets einseitig gelagert und folgte in seiner gebogenen Form der Oberflächenkrümmung der etwa tönnchenförmigen Spindel. Auch bei vorgeschritteneren Stadien, bei denen sich die Kernhälften bereits weit voneinander entfernt hatten, war dies Verbindungsstück oftmals in Gestalt eines langen, geschlängelten Fadens noch erhalten. Außerdem konnte man gelegentlich feine, sich zwischen den auseinanderweichenden Chromosomenenden ausspannende achromatische Fasern erkennen.

Weiter ist endlich noch zu erwähnen, daß an den Spindelpolen,

[1]) Über die entsprechenden Verhältnisse bei anderen Tripyleenformen (Caementelliden) und bei Colliden vgl. die späteren Kapitel F und J, sowie Taf. XVII, Fig. 63 u. 68.

oder in der Nähe derselben, minimale centrosomenartige Gebilde, wie sie ebenfalls bei den voraufgehenden Kernstadien einzeln oder in der Zweizahl bereits anzutreffen waren, beobachtet wurden (Fig. 48).[1] Hin und wieder lagen sie auch mehr oder minder dicht beieinander in dem bügelförmigen, von Pol zu Pol sich erstreckenden Verbindungsstück,[2] oder man fand außer den zweien noch ein einzelnes solches Körperchen zwischen den auseinanderrückenden Kernhälften vor.

Was das Aussehen der Polkörperchen, in deren Umgebung Strahlungen übrigens nie bemerkt wurden, und ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber betrifft, so ist es auffallend, daß sie nicht nur in den mit Eisenhämatoxylin tingierten Präparaten schwarz erscheinen, sondern auch da, wo Karminfarben zur Anwendung kamen. Es machte mir wiederholt den Eindruck, als ob es sich um protoplasmatische Gebilde handle, die in ihrem Innern eine Konkretion umschließen.

Die Bildung, resp. Vermehrung der Kleinkerne vollzieht sich aber auch noch auf einem anderen Wege als bereits geschildert wurde. Gar nicht selten findet sich das ganze Endoplasma von Unmengen kleiner und kleinster, oft staubartig fein verteilter Chromatinpartikelchen durchsetzt (Taf. XIV, Fig. 38). Sie sind durch direkten Zerfall der aus dem primären Kern in das Endoplasma übergetretenen Chromatinteile entstanden. Ein Zwischenstadium dieses Vorganges führt uns Fig. 44, Taf. XV vor Augen, wo neben einzelnen größeren, in offenbarer Auflösung begriffenen Chromatinstücken ungezählte Mengen kleiner Körnchen sichtbar sind. Meist waren die Chromatinkörnchen von einem helleren Hof umgeben, der aber wohl nur der Wirkung der Reagentien seine Entstehung verdankt. Eine Membran wie bei den oben beschriebenen bläschenförmigen Kernen war nicht nachzuweisen.

Späterhin verschmelzen die Teilprodukte wieder, so daß von neuem größere Kerngebilde entstehen, wie sie regelmäßig auf den dem Zerfall der Centralkapsel unmittelbar voraufgehenden Stadien angetroffen werden (vgl. Taf. XIV, Fig. 39).

Ich kehre nunmehr wieder zur Schilderung der an dem **primären Kern** sich abspielenden Erscheinungen zurück.

---

[1]) Die mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitte lieferten für die Erkennung der Polkörperchen nicht gerade die günstigsten Objekte, da der Mangel eines Unterschiedes in der Färbung dieser Gebilde und der Chromosomen ihren Nachweis oftmals ganz unmöglich machte. Aus diesem Grunde vermißt man sie auch in Fig. 47.

[2]) Diese Bildung erinnert damit etwas an die Gleitbahn der Centrosomen bei *Plasmodiophora* (vgl. Prowazek 1905b, p. 400).



Mit dem Chromatinverlust, den der primäre Kern erleidet, nimmt auch seine Größe mehr und mehr ab. Meist fand ich in den vorgeschritteneren Stadien zwischen Kern und Endoplasma einen Zwischenraum, der auch an einzelnen der Schnittbilder zu sehen ist; der Kern erschien dann in eine mehr oder minder große Vacuole eingelagert, die wohl bei dem lebenden Tiere nicht vorhanden sein wird. Es ist dies aber ein gutes Erkennungszeichen hierher gehörender Entwicklungszustände, das bei der Sichtung konservierten Materials ihre Auffindung unter der Menge der anderen Stadien sehr erleichtert.

In Fig. 35, Taf. XIV ist ein Schnitt durch eine Centralkapsel dargestellt, deren Kern durch Abgabe von Chromatin an das Endoplasma schon ganz bedeutend in seiner Größe zurückgegangen ist. Die chromatische Substanz bildet nur noch eine relativ kleine, stark zerklüftete und auf diesem Stadium oft schon fast krümelig erscheinende Masse. Von ihr umschlossen sehen wir einen größeren, bisweilen sogar recht umfangreichen, nucleolusartigen kugeligen Körper, der regelmäßig in dieser Phase der Entwicklung, d. h. immer erst einige Zeit nach Beginn der Auflösung des Primärkernes, auftritt. Er möge hier zunächst mit dem indifferenten Ausdruck „Binnenkörper“ bezeichnet sein.

Dieser Körper wird durch Eisenhämatoxylin weniger intensiv als das ihn umgebende Chromatin gefärbt. An seiner Oberfläche pflegt er ziemlich scharf begrenzt zu sein; gelegentlich ist auch die äußerste Schicht etwas dunkler tingiert, doch fand ich niemals eine besondere Membran an seiner Oberfläche differenziert. Er weist stets eine Anzahl größerer und kleinerer Vacuolen auf, die manchmal so reichlich entwickelt sind, daß seine Masse durch sie ein vollkommen schwammiges Aussehen erhält. Je nach der Größe der Hohlräume erscheint seine Struktur alsdann bald gröber, bald feiner spongiös. In anderen Fällen, wo die größeren Räume an Zahl zurücktreten, finden wir eine im wesentlichen feinwabige Struktur ausgebildet. Die letztere Möglichkeit wird durch Fig. 40 auf Taf. XV illustriert, die bei stärkerer Vergrößerung einen Teil eines Querschnittes aus dem in Fig. 36, Taf. XIV sichtbaren Binnenkörper darstellt. Der scharf konturierte Rand im unteren Teile des Bildes bezeichnet seine äußere Begrenzung; in das feinere Wabenwerk sind einzelne größere Vacuolen eingelagert, die im Innern ein teils körniges, teils faseriges Gerinnsel umschließen.

Was den Ursprung und die Bedeutung des in Rede stehenden Gebildes betrifft, so könnte man unter Berücksichtigung der weiteren Vorgänge wohl vermuten, daß es sich hier um eine vorüber-

gehende Abspaltung gewisser Kernsubstanzen handelt. Da nämlich mit dem Beginne der Disintegrationsvorgänge die Paranucleinkügelchen zwischen den Chromatinteilen verschwinden, so liegt es nahe, anzunehmen, daß ihre Masse sich in dem kugeligen Binnenkörper konzentriere, um so mehr, als auch das färberische Verhalten des letzteren zugunsten dieser Ansicht angeführt werden könnte. Wir hätten unter solchen Umständen in dem erwähnten Körper substanziell einen Nucleolus vor uns. Allein, sein sonstiges Verhalten, auch schon sein Auftreten zu einer Zeit, da der Kern in Auflösung gerät, spricht nicht für diese Annahme.

Werfen wir einen Blick auf die weiteren Schicksale des Binnenkörpers, so sehen wir, daß er sich nur bildet, um kurze Zeit nach seinem Entstehen auch schon wieder zu zerfallen. Der Auflösungsprozeß beginnt nach einem meiner Präparate in den Außenschichten und dringt von dort nach innen vor. Die peripheren Partien nehmen ein bröckliges Aussehen an, die Umgrenzung wird dadurch zerrissen und unbestimmt und bald löst sich die Masse in den noch vorhandenen Teilen des Kernes völlig auf. Gelegentlich geht aber der Prozeß im Innern schneller vor sich als außen. Fig. 41 auf Taf. XV zeigt einen solchen bereits weit im Zerfall vorgeschrittenen Binnenkörper. Man erkennt aber noch an den unregelmäßig gestalteten Trümmern der äußeren Schichten gut die Lage und die ungefähre Größe der Bildung.

In dieser Periode, bald ein wenig früher, bald etwas später, verliert der primäre Kern die letzten Reste seines Chromatinbestandes Nicht selten beobachtet man schon zu einer Zeit, da der Binnenkörper noch völlig intakt ist (vgl. Fig. 36, Fig. XIV), in der Umgebung des letzteren nur noch verhältnismäßig geringe Überbleibsel, die aus einer körnig-faserigen, schwächer als der Binnenkörper sich färbenden Substanz bestehen. In anderen Fällen findet man jedoch auch nach Auflösung des Binnenkörpers noch in dem unregelmäßig geformten Kernrest einzelne dunkler färbbare Partikelchen (Fig. 37), oder auch die ganze Masse tingiert sich etwas kräftiger. Diese Erscheinung mag aber vielleicht gerade mit dem Zerfall des Binnenkörpers, der auch wohl nicht ganz frei von chromatischen Bestandteilen ist, im Zusammenhange stehen, wie außerdem Unterschiede in der Konzentration der Substanz dabei in Frage kommen mögen.

Kurze Zeit darauf hat nun der primäre Kern überhaupt aufgehört, als besondere Bildung zu existieren, und höchstens deutet noch ein verändertes Aussehen der centralen Protoplasmapartien, die vor allem zunächst der groben Vacuolisierung entbehren, die Stelle

an, wo er zugrunde gegangen ist (vgl. Taf. XIV, Fig. 38). Aber auch diese letzten Spuren seines einstigen Bestehens verwischen sich bald, so daß dann nichts mehr auf den früheren Zustand hinweist.

Es fragt sich nun, ob die Entstehung und der Zerfall des Binnenkörpers vielleicht noch eine andere Deutung als die oben gegebene zulassen. Am meisten erinnern wohl die geschilderten Vorgänge an gewisse Erscheinungen, wie Schaudinn (1900) sie bei der Gametenbildung von *Coccidium schubergi* Schaud. beobachtet hat. Hier geht sowohl bei der Entwicklung der Microgameten, wie auch der Macrogameten ein Teil des Kernes, das Caryosom, das als kugeliges, vacuolisiertes Gebilde erscheint und in seinem Aussehen eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Binnenkörper von *Aulacantha* zeigt, zugrunde: in dem ersteren Falle löst es sich, nachdem das Chromatin aus dem Kern ausgetreten ist, mit den zurückbleibenden, nicht zum Aufbau der Gameten verwendeten Protoplasmaresten auf, im anderen Falle wird es gänzlich ausgestoßen. Beide Male handelt es sich um eine Reduktion der Kernsubstanzen.

Wenn nun auch das Caryosom der Coccidien in sonstiger Hinsicht, vor allem schon durch die Rolle, die es während der Kernteilung bei der Schizogonie spielt, als eine besonders geartete Bildung erscheint, so ist es doch nicht ausgeschlossen, daß uns sein Verhalten im Falle der Gametenentwicklung die Richtung weist, in der wir auch die Bedeutung des Binnenkörpers von *Aulacantha* zu suchen haben. Bei *Coccidium* sehen wir zwar deutlich, wie ein Teil der Kernsubstanzen mit dem Caryosom gänzlich beseitigt wird, während sich bei *Aulacantha* die Zerfallsprodukte des Binnenkörpers vor Bildung der Gametenkerne restlos im Endoplasma verteilen. Es erscheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß das Material des Binnenkörpers, bei dem später erfolgenden Zerfall der Centralkapsel mit Teilen des Endoplasmas eliminiert wird und auf diese Weise ein ähnlicher Effekt, wie bei den erwähnten Vorgängen im Coccidienkörper erzielt wird.

Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir die Vorgänge in Betracht ziehen, wie sie sich nach Brandt (1905) bei der Sporenbildung von *Thalassicolla* abspielen. Hier bleiben von den intracapsularen Teilen gelegentlich Protoplasmaklumpen zurück, die wohl auch Substanzen des Kernes enthalten. Bezüglich der Anisosporenbildung wird auch besonders angegeben, daß hierbei „sogar ein nicht unbeträchtlicher Rest des sog. Binnenbläschens, des primären Kernes“, übrig gelassen wird, der dann gleich den extracapsularen Teilen des Körpers zugrunde geht. Allerdings liegt bei

den erwähnten Radiolarienformen wohl weniger eine eigentliche „Reduktion“ vor, d. h. eine Verringerung der chromatischen Kernsubstanz, denn die Kernreste sind in beiden Fällen chromatinarm, vielmehr dürfte es sich wohl um eine Art von „Epuration“ (vgl. Siedlecki 1899), um die Entfernung gewisser im Dienste der vegetativen Funktionen der Zelle stehender Kernbestandteile handeln, die nach Austritt der generativen Kernsubstanzen zurückblieben.

Der Untergang des großen primären Kernes bedeutet, wie wir gesehen haben, die Entstehung einer reichen Schar von sekundären Kernen, über deren Vermehrung durch Teilung ich weiter oben berichtete.

Je nach der Entwicklungsphase, in der sich die Kerne befinden, bietet nun ein Schnitt durch die Centralkapsel ein wechselndes Bild. So sehen wir in Fig. 38 auf Taf. XIV, die auch noch die erwähnte Verschiedenheit in dem Aussehen des Protoplasmas der centralen und der umgebenden Partien erkennen läßt, eine Unmenge kleiner einfacher Chromatinkörperchen in dem Endoplasma zerstreut. Einen weiter vorgeschrittenen Zustand bringt Fig. 39 zur Darstellung. Hier zeigt der centrale Teil keinerlei abweichende Struktur mehr und außerdem trifft man jetzt überall, zwar weniger zahlreiche, dafür aber größere und höher differenzierte Kerngebilde durch die Protoplasmamasse verteilt, die ihrerseits bis auf die gelegentlich auffallend schwache, in anderen Fällen aber besonders reichliche Vakuolisierung den gewohnten Anblick gewährt.

Ich fand in dem letzterwähnten Stadium, das dem nun folgenden Zerfall der Centralkapsel unmittelbar voraufgeht, die Kleinkerne fast immer auf der gleichen Entwicklungsstufe, d. h. in der Phase des Fadenknäuels (vgl. Fig. 46, Taf. XV). Nur einmal beobachtete ich zu diesem Zeitpunkt noch Teilungsvorgänge. Es war dies der schon erwähnte Fall: die Kerne befanden sich in ungewohnt verschiedenen Zuständen, indem ein Teil das Knäuelstadium noch nicht überschritten hatte, während die am weitesten fortgeschrittenen bereits in den Anaphasen waren (vgl. Fig. 45 u. 48, Taf. XV). Die Teilungsfiguren waren in diesem Stadium kleiner als bei früheren Zuständen, wo der primäre Kern noch teilweise erhalten war (Fig. 47). Auch bei einer Caementellide [1]) sah ich in den letzten Augenblicken des Bestehens der Centralkapsel sich noch Teilungsprozesse an den Kleinkernen abspielen.

[1]) Vgl. Kapitel F. und Taf. XVII, Fig. 63.

Ehe ich auf die weiteren Entwicklungszustände eingehe, muß ich noch über das Verhalten der Öffnungen der Kapselmembran berichten.

Alle die geschilderten Veränderungen im Innern der Centralkapsel haben keinen Einfluß auf die Öffnungen; sowohl die Astropyle, als auch die beiden Parapylen bleiben bis zur vollendeten Auflösung des Primärkernes, ja überhaupt solange die Centralkapsel in ihrer äußeren Form bestehen bleibt, erhalten. Was die Hauptöffnung betrifft, so ist dies Verhalten auch aus Fig. 39, Taf. XIV ersichtlich.

Die nun folgenden Stadien zeigen uns aber die *Aulacantha* in einem wesentlich veränderten Aussehen. Die Centralkapsel als solche ist verschwunden und statt ihrer finden sich in dem Hohlraum des Skelets eine größere Anzahl kernhaltiger Protoplasmaballen.

Die durch den Zerfall der Centralkapsel entstehenden Teilstücke, deren Bildung durch die Auflösung der Kapselmembran eingeleitet wird, sind annähernd kugelig oder von länglich-runder Gestalt, ihr Durchmesser schwankte meist zwischen 60 und 100 μ, doch wurden vielfach auch größere und kleinere Ballen beobachtet. In anderen Fällen bilden die Ballen noch mehr zusammenhängende unregelmäßig geformte Massen, die gelegentlich einzelne Radialstacheln umgreifen. Mehr oder minder tiefe Einschnürungen an der Oberfläche dieser Gebilde deuten den Verlauf an, den die Zerklüftung der Massen nimmt.

Eine weitere hervorstechende Eigentümlichkeit dieses Entwicklungsstadiums ist, daß vom Phäodium jetzt nichts mehr zu sehen ist. Es spielt keinerlei Rolle im Verlaufe der Gametenbildung und so benutzt das Tier den Zeitpunkt des Zerfalls der Centralkapsel, um sich des unnötigen Ballastes zu entledigen.

Diese Veränderungen, namentlich das Fehlen des dunklen Phäodiumklumpens, sind ein so auffälliges Merkmal, daß es leicht ist, derartige Zustände schon mit bloßem Auge zu erkennen. Außer den erwähnten Besonderheiten des Stadiums ist hervorzuheben, daß das Skelet zu dieser Zeit noch gut erhalten zu sein pflegt. Eine *Aulacantha* in der in Rede stehenden Phase der Entwicklung findet sich in Fig. 49 auf Taf. XVI abgebildet.

Nun tritt eine weitere Zerklüftung der Massen ein, die größeren runden Körper werden in kleinere zerlegt. Infolge dieses Vorganges kommt es zur Ausbildung eines Zustandes, wie er uns in Fig. 54 vor Augen tritt. Ich sah hier die etwas größeren Ballen des vorerwähnten Stadiums z. T. noch in der Teilung begriffen. Es ent-

stehen dabei gestreckte oder unregelmäßig rundliche Körper, an denen Einschnürungen und heller erscheinende Trennungslinien den sich vorbereitenden Zerfall in eine entsprechende Anzahl kleinerer runder Ballen erkennen lassen (Taf. XVI, Fig. 55). Bei den isolierten Kugeln fand ich das Protoplasma der äußeren Schicht, die sich durch etwas feinere Struktur auszuzeichnen schien, hin und wieder in einen kleinen breiten oder mehr zugespitzten Höcker ausgezogen. Der Durchmesser der einzelnen Kügelchen betrug bei dem einen von mir in diesem Stadium beobachteten Stücke durchschnittlich etwa 25—30 μ.

Zwischen den kleinen Kügelchen sah ich noch einige unregelmäßig gestaltete kernlose Plasmafetzen. Vielleicht waren es Reste des extracapsularen Protoplasmas, es kann aber auch sein, daß es sich hier um losgetrennte Teile der Ballen handelte.

Es bleibt ohnehin noch die Frage zu entscheiden, was aus dem extracapsularen Protoplasma wird, ob es bei dem Zerfall der Centralkapsel sich mit deren Sarcodemassen vereinigt, oder ob es zugrunde geht. Ich glaube eher das letztere annehmen zu sollen, meine jedenfalls, daß es, wenn es überhaupt am Aufbau der Gameten beteiligt ist, hierbei doch nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen wird.

Die Erscheinungen der Auflösung, wie sie an dem Weichkörper zutage treten, spiegeln sich auch in dem Zustande des Skelets allmählich wieder. Mit dem Schwinden der Bestandteile des Körpers, die bis dahin den lose zusammengefügten Kieselgebilden eine Stütze gewährten, beginnt auch der Zusammenhalt der Skeletstücke sich mehr und mehr zu lockern. Ein leichter Druck genügt jetzt schon, um die Teile voneinander zu trennen, das Skelet zum Zerfall zu bringen (Fig. 54).[1])

So viel über die allgemeine äußere Beschaffenheit dieser Entwicklungszustände. Es erübrigt nunmehr noch, auf die Einzelheiten des Baues, wie sie sich bei genauerer Untersuchung ergeben, hier einzugehen.

Zunächst möchte ich noch bemerken, daß in den letzterwähnten und auch bereits in den voraufgehenden Stadien der Disintegration des primären Kernes das Verhalten der chromatischen Substanz Farbstoffen gegenüber ein deutlich verändertes ist, insoforn schon, als das Chromatin sich mit den gewöhnlichen Kernfärbemitteln recht schwer färben läßt. Die beste Wirkung erreichte ich mit Eisenhämatoxylin, auch Eosin lieferte gute Präparate. Dagegen erhielt

---

[1]) Vgl. auch Immermann's Abbildung (1904; Taf. I, Fig. 2).

ich mit Karmin- und Hämatoxylingemischen meist recht wenig ausreichende Resultate; an ganzen Tieren war innerhalb der gebräuchlichen Dauer der Einwirkung überhaupt keine Kernfärbung zu erzielen.[1]) Das mit Salzsäure-Karmin behandelte Totalpräparat, nach dem Fig. 49 gezeichnet wurde, konnte geradezu als ungefärbt gelten. Ich habe aus diesem Grunde späterhin selbst bei den ganzen Exemplaren Eisenhämatoxylin als Färbemittel angewandt, so z. B. auch bei dem Stück, das in Fig. 54 dargestellt ist.

Als wesentliches Ergebnis der weiteren Untersuchung ist die Tatsache zu vermerken, daß die Entwicklung bei den hier in Rede stehenden Fortpflanzungserscheinungen wohl insofern eine einheitliche bei allen Individuen ist, als sie eben allgemein der Gametenbildung zustrebt, daß aber auch in diesem Falle wiederum eine Verschiedenheit in den Vorgängen Platz greift, die zur Entstehung zweier Arten von Fortpflanzungskörpern führt.

Während bis zu dem Punkte, auf dem die Centralkapsel in ihrer äußeren Gestalt noch erhalten ist, nichts beobachtet wurde, was auf einen verschiedenen Verlauf der Weiterentwicklung hingedeutet hätte, treten nach Zerfall der Kapsel an den Individuen deutliche Unterschiede zutage.

In dem einen Falle (vgl. Taf. XVI, Fig. 53) haben wir nach der Zerklüftung der Centralkapsel Ballen aus einem grob strukturierten Protoplasma vor uns, das größere und kleinere Vacuolen aufweist und in das die Kerne eingelagert sind. Äußerlich ist die Plasmamasse durch eine scharfe Umrißlinie begrenzt. Es ist auch ein zartes Häutchen an der Oberfläche ausgebildet, dies war aber stets von außerordentlicher Feinheit, nie erschien es doppelt konturiert. Nebeneinanderliegende Ballen standen gelegentlich noch durch kernlose Protoplasmazüge im Zusammenhang.

Die Zahl der Kerne ist zwar recht bedeutend, doch sind sie immerhin noch durch größere vom Protoplasma ausgefüllte Zwischenräume voneinander getrennt. Die Kerne selbst sind kugelig oder länglich rund. Ihr Durchmesser wurde auf 3,5 bis 4 μ festgestellt. Mit einer einzigen Ausnahme, wo die chromatische Substanz, offenbar infolge unzureichender Fixierung, die sich auch durch mangelhafte Färbbarkeit kenntlich machte, ein homogenes Aussehen zeigte, befanden

[1]) Die gleiche Erfahrung hat offenbar auch Immermann gemacht. Die schon erwähnte, von ihm gegebene Abbildung einer in Gametenbildung begriffenen *Aulacantha* zeigt durch Hämatoxylin diffus blau gefärbte Kügelchen, in denen dunklere Kerne nicht angedeutet sind. Auch im Text ist von Kernen nicht die Rede.



sich die Kerne regelmäßig im Knäuelstadium. Der Fadenknäuel erschien stets recht dicht, und meistens ließ sich außerdem auch noch ein kleines rundes centrosomenartiges Körperchen im Innern der Kerne erkennen. Ihr Aussehen stimmt also vollkommen mit dem der Kerne überein, die vor der Auflösung der Centralkapsel in ihrem Protoplasma anzutreffen waren (vgl. Taf. XV, Fig. 46). Teilungsstadien wurden jedoch innerhalb der Ballen niemals beobachtet.

In diese Entwicklungsreihe gehört das in Fig. 49 auf Taf. XVI abgebildete Stadium hinein. Ebenso ist Fig. 54, die mit ihren kleineren Plasmaballen einen weiter fortgeschrittenen Zustand darstellt, hierher zu beziehen. Leider konnte ich im letzteren Falle eine genauere Untersuchung an Schnitten nicht vornehmen. Das einzige Exemplar, das ich besaß, war in Canadabalsam aufbewahrt. Bei dem Versuch, das Einschlußmittel aufzulösen, drohte das Stück gänzlich auseinanderzufallen und verloren zu gehen, so daß ich froh sein mußte, dieser Gefahr noch rechtzeitig durch Wiederherstellung des Präparates begegnen zu können. So kann ich leider über die Struktur der Kerne auf dieser späteren Entwicklungsstufe nichts Genaueres angeben. Ihr Durchmesser war nicht wesentlich geringer als in den größeren Ballen, er betrug durchschnittlich 3 μ.[1])

Äußerlich und auf den ersten Blick den vorerwähnten Stadien durchaus ähnlich, aber doch bei genauerer Betrachtung leicht von ihnen zu unterscheiden sind die im folgenden beschriebenen Zustände, bei denen die Entwicklung zu einem anderen Endziel führt.

Schon die Untersuchung in toto läßt gewisse Unterschiede in der Struktur der Ballen bei den einzelnen Individuen erkennen. Erscheinen diese in dem einen Falle, wie wir sahen, als derb strukturierte Protoplasmamassen, in denen man die Kerne, wenn es gelang, sie kräftig genug zu färben, relativ locker zerstreut findet, so zeichnen sich im Gegensatz dazu die betreffenden Gebilde bei anderen Tieren durch eine viel dichtere und manchmal in der Oberflächenansicht bis zu einem gewissen Grade regelmäßige, konzentrische Lagerung ihrer Kerne aus. Vor allen Dingen aber fällt ein eigentümlich flimmerndes Aussehen der Ballen auf, das von der Anwesenheit unzähliger kleiner Kristalloide herrührt. Fig. 50 auf Taf. XVI gibt einen einzelnen solchen Ballen bei mittelstarker Vergrößerung wieder.

---

[1]) Nebenbei sei hier noch erwähnt, daß sich zwischen den Ballen ein paar längere und kürzere Protoplasmastränge fanden, die dicht mit kleinen Kernen durchsetzt waren (vgl. Fig. 56). Wie mir schien, waren es Bruchstücke einer Acanthometride, in denen die Skeletteile aufgelöst waren. Auf jeden Fall handelte es sich um von außen stammende, nicht zur *Aulacantha* selbst gehörende Gebilde.

Besonders deutlich treten jedoch die Unterschiede zwischen den einander entsprechenden Stadien der beiden Entwicklungsreihen bei einem Vergleich von Schnitten zutage. Ich verweise in dieser Beziehung einerseits auf die uns bereits bekannte Fig. 53, andererseits auf Fig. 51, die sich auf den letztgeschilderten Zustand bezieht.

Der einzelne Ballen ist wiederum äußerlich scharf begrenzt. An seiner Oberfläche sieht man eine feine Hüllmembran differenziert. Hier und da findet man auch in diesem Falle nebeneinanderliegende Ballen durch Protoplasmazüge verbunden. Die Kerne sind bläschenförmig, kugelig und besitzen etwa die gleiche Größe wie bei den vorerwähnten Stadien. Sie sind jedoch weitaus zahlreicher als dort und so dicht gelagert, daß die ganzen Ballen auf den ersten Blick eigentlich nur aus Kernen zu bestehen scheinen. Statt des sonst relativ reichlich vorhandenen, grob strukturierten und von Vacuolen durchsetzten Protoplasmas treffen wir im vorliegenden Falle nur ganz geringe Mengen einer sich blaßfärbenden, feinkörnigen Sarcode an, die bald die spärlichen Lückenräume zwischen den Kernen ausfüllt, bald nur in Gestalt dünner Faserzüge erscheint. Hierzu kommt als weiterer wichtiger Unterschied noch das Vorhandensein der schon erwähnten Kristalloide. In meinen Schnitten waren sie allerdings nicht mehr aufzufinden; sie waren bei dem Prozeß des Färbens und Auswaschens der Objekte in Lösung geraten.

Im Hinblick auf den Bau der Kerne habe ich noch zu erwähnen, daß ich dieselben zu dieser Zeit stets in der gleichen Phase der Entwicklung fand. Offenbar handelt es sich um einen Ruhezustand. Regelmäßig zeigte sich das Chromatin in ihrem Innern in Bröckchen und Strängen angeordnet, die vielfach eine radiäre Orientierung aufwiesen. Das Vorhandensein centrosomenartiger Körperchen, von denen sich jetzt aber immer nur eines im Kerne fand, konnte auch hier festgestellt werden. In den mit Eisenhämatoxylin tingierten Präparaten waren sie unter den Chromatinteilchen allerdings nicht immer ganz sicher herauszufinden, doch fielen sie bei Eosinfärbung als dunkle Kügelchen deutlich auf. Teilungsvorgänge oder Anzeichen für das Bevorstehen solcher Erscheinungen habe ich in dieser Periode nie beobachtet.

Was nun noch die Kristalloide betrifft, so sind es längliche Gebilde, die in der Mitte am dicksten, an den Enden dagegen zugespitzt sind. Sie besitzen also eine etwa spindel- oder vielleicht richtiger doppelpyramidenförmige Gestalt, denn es sieht so aus, als ob Kanten vorhanden sind und der Querschnitt scheint viereckig zu sein. Die größten unter ihnen hatten eine Länge von 1,8 μ. Über ihre optischen

Eigenschaften war bei der geringen Größe nichts Sicheres festzustellen, ebenso konnte ich wegen Mangels ausreichender Materialmengen die chemische Beschaffenheit nicht näher untersuchen. Die Zahl der Kristalloide in einem Ballen ist außerordentlich bedeutend, da auf jeden Kern ein bis drei derselben entfallen. Es ist aber bei der dichten Häufung der Kerne nicht ganz leicht festzustellen, wo die Kristalloide ihre Lage haben. Aus meinen Untersuchungen ganzer Ballen habe ich den Eindruck gewonnen, daß sie innerhalb der Kerne gelegen sind und noch sicherer glaube ich dieses Verhalten an einem Quetschpräparat nachgewiesen zu haben; die blasse Färbung der mit Salzsäure-Karmin tingierten Kerne, deren äußere Umrisse in dem Balsampräparat nur mit größter Mühe zu erkennen waren, erschwerte aber die Entscheidung der Frage sehr. In Fig. 52, Taf. XVI habe ich einen Haufen von Kernen, die durch Zerdrücken eines Ballens isoliert worden waren, mit ihren Kristalloiden im Innern wiedergegeben. An Schnitten konnte ich meine Beobachtungen leider nicht kontrollieren, da, wie schon erwähnt, die Kriställchen immer gelöst waren.

Wiederholt ist schon früher das Vorkommen kristallartiger Bildungen im Protoplasma beobachtet worden. Zuerst hat, soweit die Protozoen in Frage kommen, wohl Auerbach (1855; Taf. XX, Fig. 12 u. 13) solche Gebilde bei seiner *Amoeba actinophora* gesehen; später fand Gruber (1883; Taf. XIX, Fig. 9) ganz ähnlich gestaltete Kristalloide, wie ich sie bei *Aulacantha* sah, in der Sarcode von *Amoeba proteus*. Am bekanntesten dürfte das Beispiel sein, das die fruktifikativen Sphärozoëen-Kolonien darbieten. Hier erscheinen bei der Isosporenbildung neben den Kernen kleine Kriställchen, deren Größe und Gestalt bei den einzelnen Arten und je nach dem Entwicklungszustande Verschiedenheiten zeigt (vgl. Brandt, 1885).

Aber auch im Innern von Kernen ist bereits das Auftreten von Kristalloiden konstatiert worden, es liegen sogar eine ganze Reihe von einschlägigen Notizen vor, die sowohl pflanzliche wie tierische Objekte betreffen. Um mich hier auf einige Befunde aus dem Gebiete der Zoologie zu beschränken, verweise ich nur auf die Untersuchungen von List (1897), der über die Entwicklung von Kristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden berichtet, ferner auf die teils älteren, teils neueren Angaben verschiedener anderer Autoren, so von Frenzel (1882 u. 1886), Mingazzini (1889), Rengel (1897), Lenhossék (1897), Sjövall (1901), Hadži (1907).

Ich selbst habe bei einigen unter meinen Vorräten gefundenen Sphärozoëen-Kolonien versucht, soweit das spärliche Material es

zuließ, über die Entstehung der Kristalloide und die möglicherweise auch hier bestehenden Beziehungen zum Kern Näheres festzustellen. Schon BRANDT (l. c.) betont an mehreren Stellen, daß die bei der Isosporenbildung erscheinenden Kriställchen stets in unmittelbarer Nähe der Kerne auftreten, ihnen sogar gelegentlich direkt anliegen.

Bei der von mir untersuchten *Collozoum*-Art fand ich in einzelnen Individuen vollkommen entsprechende kleine Kristalloide, wie ich sie oben für *Aulacantha* beschrieb, nur waren sie etwas größer, denn ihre Länge betrug 2—2,8 μ. Ihre Lage hatten sie außerhalb, jedoch in allernächster Nähe der Kerne. Außerdem sah ich aber auch Fälle, in denen nicht ein einziges Kristalloid außerhalb der Kerne zu finden war, während im Innern aller Kerne kleine helle Einschlüsse, augenscheinlich die ersten Anlagen der Kristalloide, die späterhin den Kern verlassen, zu erkennen waren. Ebenso wurden Zwischenstadien beobachtet, wo nur wenige freie Kriställchen angetroffen wurden. Dabei sah ich einzelne Kerne, deren Oberfläche eine kleine Vorwölbung aufwies. An der betreffenden Stelle war dann ein Kristalloid sichtbar, das im Begriffe war, mit dem einen spitzen Ende voran, aus dem Kerninnern herauszutreten. Außerhalb der Kerne wachsen darauf die Kriställchen weiter heran. Die spätere Größenzunahme wurde auch schon von R. HERTWIG (1876, p. 29) festgestellt. Es ist wohl anzunehmen, daß hinsichtlich der Bildungsweise der Kristalloide die Radiolarienarten sich im wesentlichen gleich verhalten.

Um ein anderes Beispiel dafür anzuführen, daß im Innern von Kernen entstandene Kristalloide späterhin aus diesen hervortreten, sei eine Angabe PROWAZEK's (1905b, p. 405) erwähnt, wonach im Blute gelbsüchtiger Seidenraupen Nucleoproteinkristalloide gefunden werden, deren Bildungsstätte die Kerne der Leukocyten sowie die Fettkörperzellkerne sind. Auch SJÖVALL (1901) fand ganz ähnliche Kristalloide wie er sie im Kern sah, auch im Plasma der betreffenden Zellen.

Ich komme nunmehr auf die weiteren Schicksale der kernhaltigen Ballen von *Aulacantha* zurück.

Ob auch im zuletzt geschilderten Falle die größeren Ballen noch wieder in kleinere zerfallen, habe ich nicht ermitteln können, es ist aber wahrscheinlich; vielleicht hat sogar IMMERMANN ein derartiges Individum vorgelegen. Das von ihm abgebildete Stück enthält nämlich zahlreiche kleinere runde Ballen, deren Inhalt nach IMMERMANN's Angabe „vollkommen die Gestalt kleiner Kügelchen zeigte". Kristalloide werden zwar nicht erwähnt, doch könnten sie bei dem Färbungsprozeß gelöst worden sein.

Wenn es mir auch nicht gelang, die letzten abschließenden Stadien der Gametenbildung zu erhalten, so liegt doch der Verlauf der weiteren Vorgänge im wesentlichen klar zutage. Die kernerfüllten kleinen runden Ballen beiderlei Art zerfallen in eine der Menge der Kerne entsprechende Zahl von Gameten, die bei ihrem Ausschwärmen das leere in Auflösung geratende Skelet des Muttertieres zurücklassen und in einer weiterhin noch näher zu untersuchenden Weise wieder zur Entstehung junger Aulacanthen führen. Es erscheint mir dabei sehr wahrscheinlich, daß ähnlich wie es nach den Beobachtungen Brandt's (1895) bei *Thalassicolla* der Fall ist, auch bei *Aulacantha* infolge Zerfalls des hydrostatischen Apparates ein Untersinken der in Gametenbildung begriffenen Individuen und ein Ausschwärmen der Fortpflanzungskörper in etwas größeren Tiefen stattfindet.

Die Befunde lassen weiterhin unzweideutig erkennen, daß zwei verschiedene Formen von Gameten gebildet werden, von denen im gleichen Tiere immer nur eine Art zur Entstehung kommt. Da der Zerfall der Ballen und die freigewordenen Gameten selbst nicht beobachtet wurden, so ist über den Bau der letzteren leider nichts Bestimmtes anzugeben, doch dürfen wir wohl aus den Verhältnissen, wie wir sie bei den unmittelbar voraufgehenden Entwicklungszuständen antreffen, auf gewisse Unterschiede ihres Aussehens schließen.

In dem einen Falle weisen die Gameten außerordentlich wenig fein strukturiertes Protoplasma auf, so daß sie in der Hauptsache aus einem großen bläschenförmigen Kern bestehen. Außerdem sind ein paar kleine Kristalloide vorhanden.

Die andere Form von Gameten ist durch den Besitz reichlicheren Protoplasmas ausgezeichnet, sie sind infolgedessen auch größer als die ersterwähnten. Das Plasma zeigt eine grobe Struktur. Auch hier ist der Kern rund und bläschenförmig, Kristalloide fehlen jedoch.

Ob außerdem auch eine Verschiedenheit hinsichtlich der Struktur der Gametenkerne besteht, wage ich nicht zu entscheiden, weil es nicht sicher ist, daß bei den beobachteten Stadien die Umwandlungen bereits abgeschlossen waren.

Daß eine oder ein paar Geißeln vorhanden sind, möchte ich für höchst wahrscheinlich halten, schon deswegen, weil solche auch bei den Schwärmern anderer Radiolarien (Sphärozoëen, Colliden, Acanthometriden) entwickelt sind. Möglicherweise stehen die centrosomenartigen Körper, die ich in den Kernen bei der Gametenbildung

von *Aulacantha* nachwies, mit der Entstehung von Geißeln in Beziehung.[1]) Ich brauche dabei nur an die Verhältnisse bei Trypanosomen und ähnlichen Formen, an den Blepharoplasten bei pflanzlichen Spermatozoiden zu erinnern.

Es ist ferner wohl mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die beiden Arten von Schwärmern, wie sie bei *Aulacantha* gebildet werden, in dem Verhältnis von **Macro- und Microgameten** zu einander stehen. Die größeren protoplasmareichen Gameten werden das weibliche, die kleineren, in der Hauptsache aus einem Kern und nur ganz geringen Protoplasmamengen bestehenden Schwärmer dagegen das männliche Element darstellen. In der Verschmelzung zweier solcher verschieden gestalteter Gameten hätten wir die Grundlage für die Entwicklung eines neuen *Aulacantha*-Individuums zu erblicken.[2]) Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, bieten sich damit ganz ähnliche Verhältnisse dar, wie sie hinsichtlich des Eies und der Samenzelle bei den Vielzelligen bestehen, und wie sie uns auch aus den Reihen der Protozoen schon wohl bekannt sind. Eine Stütze für diese Deutung der Befunde erblicke ich vor allen Dingen in der Tatsache, daß bei *Aulacantha* die kleinere Gametenform, nach der Zahl der Kerne zu schließen, in viel reichlicherer Menge als die größere protoplasmareichere zur Ausbildung gelangt.

Gerade bei Radiolarien sind ja schon ganz entsprechende Beobachtungen von R. Hertwig (1876) und besonders von Brandt (1885, 1890, 1905) gemacht worden. Wir wissen, daß bei den coloniebildenden Arten, den Sphärozoëen, und ebenso bei Colliden, speziell bei *Thalassicolla*, sogar drei verschiedene Schwärmerformen zur

---

[1]) Nach Brandt (1905, p. 253) entspringen bei den Schwärmern von *Thalassicolla* die beiden Geißeln „dicht am Kern". Auch dort sind, wie ich feststellen konnte (vgl. Taf. XVII, Fig. 68), bei der Gametenbildung centrosomenartige Bildungen in den Kernen zu beobachten.

[2]) Daß die Entwicklung einen anderen Verlauf nimmt, so daß vielleicht aus der einen der beiden Gametenarten agam, auf direktem Wege ohne das Dazwischentreten geschlechtlicher Vorgänge die junge *Aulacantha* entsteht, während bei der anderen Gametenform die Vereinigung zweier einander gleichender, aber von verschiedenen Individuen herstammender Fortpflanzungskörper (Homogamie) die Vorbedingung zur Weiterentwicklung bildet, dürfte nach allem wohl ziemlich ausgeschlossen erscheinen. Ich halte vielmehr die obige Annahme, daß die beiden Arten von Gameten als geschlechtlich differenzierte Paarlinge zueinander gehören (Heterogamie) für weitaus wahrscheinlicher. Der Umstand, daß die eine Gametenform fast ausschließlich aus Kernsubstanz besteht, läßt sie von vornherein für eine andere Art der Weiterentwicklung, vor allem aber zur Fortführung einer selbständigen Existenz, ungeeignet erscheinen und drückt ihr das Gepräge des in der Befruchtung des Macrogameten seine Lebensaufgabe erfüllenden Microgameten auf.

Ausbildung gelangen, daß hier außer den einander gleichenden Isogameten auch geschlechtlich differenzierte Anisogameten entstehen.[1]) Der Größenunterschied der letzteren beruht, wie Brandt für die Sphärozoëen (l. c. p. 172) angibt, „hauptsächlich darauf, daß die Macrosporen sehr viel, die Microsporen sehr wenig Plasma enthalten". Außerdem ist es eine charakteristische Eigentümlichkeit, die den Anisogameten der Sphärozoëen und denjenigen von *Thalassicolla* in gleicher Weise zukommt, daß die Kerne der Microgameten gröbere Körner und Fäden aus chromatischer Substanz enthalten als die Macrogametenkerne. Weiter wäre das Auftreten von Kristalloiden hervorzuheben, die allerdings ebensowohl bei Isogameten wie bei Anisogameten angetroffen werden. Auch für die Entstehung der geschlechtlich differenzierten Gameten in verschiedenen Individuen finden wir ein Analogon bei den Collosphäriden unter den koloniebildenden Radiolarien, während bei allen Sphärozoiden, ebenso wie bei *Thalassicolla*, im Gegensatz zu *Aulacantha* Macro- und Microgameten in demselben Tiere gebildet werden.

Die Vielkernbildung, die Art und Weise, wie die kleinen sekundären Kerne aus dem großen primären Kern entstehen, zeigt bei *Aulacantha* einen anderen Verlauf als bei den Thalassicollen, doch sind hier und da Anklänge bemerkbar. Bei *Thalassicolla* findet entweder (Isogametenbildung) unter Schwund der Kernmembran eine immer weitergehende Zerklüftung des primären Kernes an Ort uud Stelle statt, wonach die so gebildeten kleinen Kerne zunächst die mittleren Partien der Centralkapsel einnehmen, um erst später nach weiteren Teilungen in die peripheren Schichten zu gelangen. Oder es bleibt (Bildung der Anisogameten) die Kernmembran erhalten und nach dem Austreten eines eigentümlichen bläschenförmigen Gebildes, das von einer Strahlung umgeben ist und das nur vor der Anisogametenbildung sichtbar wird, erscheinen in der Umgebung des primären Kernes Teilchen seiner Substanz, die durch die Poren seiner Mem-

[1]) Für die Annahme, daß auch bei *Aulacantha* möglicherweise noch eine andere Form von Gameten gebildet werde, spricht keine meiner Beobachtungen. Während Brandt bei *Thalassicolla* eine Verschiedenheit der bei dem Zerfall des primären Kernes entstehenden kleinen Kerngebilde beobachtete — aus dem „Kernsaft" sollen die Microgametenkerne, aus den „Nucleolen" die Kerne der Macrogameten hervorgehen — zeigt bei *Aulacantha* die Entwicklung der Gametenkerne im gleichen Individuum stets einen vollkommen einheitlichen Verlauf. Auch in den spätesten, dem Ausschwärmen der Gameten zweifellos unmittelbar voraufgehenden Stadien sah ich keinerlei Unterschiede. Eine zweifache Art der Gametenbildung findet nach Brandt's (1885) Untersuchungen wahrscheinlich auch bei Acanthometriden statt.

bran hindurch in das umgebende Protoplasma gelangten. Wie dies in gewissen Stadien bei *Aulacantha* offenbar geschieht, scheinen sich auch in diesem Falle aus den feinen Körnchen chromatischer Substanz, die sich durch das ganze intracapsulare Protoplasma verteilen, durch Verschmelzung einer Anzahl derselben kleine Kerne zu bilden. Diese treten in kleinen Gruppen, zu 2—4 durch das Endoplasma verstreut auf. Außer in der vorerwähnten Weise werden bei *Thalassicolla*-Arten aber auch noch fertige Kleinkerne im primären Kerne selbst gebildet — wie dies nach Calkins (1907) auch bei *Amoeba proteus* geschehen soll — und gruppenweise in das umgebende Protoplasma ausgestoßen. Durch Teilung der Kerne vergrößern sich die anfangs nur kleinen Gruppen, werden schlauchförmig und rücken schließlich alle an die Peripherie der Centralkapsel, wo sie sich radiär anordnen. Die Teilung der Kerne erfolgt bei *Thalassicolla* ebenfalls auf mitotischem Wege. Ich kann die auf die Kernteilung bezügliche kurze Notiz Brandt's nach eigenen Beobachtungen noch dahin ergänzen, daß ähnlich wie bei *Aulacantha*, an den Polen der Teilungsspindeln auch minimale centrosomenartige Köperchen nachzuweisen sind (vgl. Taf. XVII, Fig. 68). Übereinstimmung herrscht in beiden Fällen ebenfalls darin, daß der Zerfall des primären Kernes die Entstehung eines centralen Hohlraumes im Gefolge hat, der bei *Aulacantha* allerdings noch zur Zeit des Bestehens des primären Kernes oder doch seiner Reste auftritt, während bei *Thalassicolla* dieser Innenraum — wenigstens im Falle der Isogametenbildung — erst nach der völligen Auflösung des Primärkernes erscheint. Ob allein Ansammlung von Vacuolenflüssigkeit oder auch die Wirkung der Reagentien zur Entstehung dieser Erscheinung führt, möchte ich noch unentschieden lassen. Von Interesse ist endlich noch im Vergleich mit den Verhältnissen, wie sie bei *Aulacantha* bestehen, die Angabe Brandt's, daß bei beiden Arten der Gametenbildung, weder bei den Sphärozoëen noch bei den Colliden „das ganze Protoplasma des Muttertieres zum Aufbau der Schwärmer verwendet“ wird. Das gesamte Extracapsularium wird hierbei nicht in Anspruch genommen, ja, selbst Teile des intracapsularen Protoplasmas werden zurückgelassen und bei der Anisogametenbildung sogar Reste des Kernes.[1])

[1]) Neuerdings hat Schouteden (1907) eine kurze Mitteilung über die Sporenbildung bei *Thalassicolla* veröffentlicht, die den Angaben Brandt's im wesentlichen zur Bestätigung dient. Über meine eigenen Untersuchungen an *Thalassicolla*, die es mir ermöglichen, die Brandt'schen Angaben noch in einzelnen Punkten zu ergänzen, gedenke ich an anderer Stelle zu berichten.

Von anderen Radiolarien wurden, wie bekannt, noch die den Thalassicollen nahe stehenden Oroscenen auf ihre Fortpflanzung untersucht. Diese großen, ebenfalls monozoen Formen, die durch den Besitz eines zusammenhängenden Kieselgehäuses ausgezeichnet sind, weisen nach den vorliegenden kurzen Mitteilungen V. Haecker's (1907b) in mancher Beziehung recht abweichende Kernverhältnisse auf. Hier sollen aus dem primären Kern durch Teilung zunächst zwei Kerne entstehen, die Haecker als Dauerkern und Geschlechtskern unterscheidet. Sie enthalten anfangs beide außer zahlreichen Chromatinknäueln je zwei nucleolusartige Bildungen in ihrem Innern, die durch ihre blasige Struktur stark an den bei der Auflösung des primären Kernes von *Aulacantha* vorübergehend in der Einzahl auftretenden Binnenkörper erinnern. Später sind derartige Gebilde nur noch in den Teilungsprodukten des Geschlechtskernes eine Zeitlang nachzuweisen, der sich schließlich in zahlreiche Kleinkerne mit Knäuelstruktur (Einzelknäuel) auflöst. Letztere stellen die Sporenmutterkerne dar, die den in die Mitte der Centralkapsel gerückten Dauerkern allseitig umgeben. Die Sporenmutterkerne teilen sich weiterhin ähnlich wie bei *Aulacantha* und *Thalassicolla* unter dem Bilde einer primitiven Mitose. Centrosomenartige Bildungen wurden jedoch, wie es scheint, nicht gefunden. So entstehen Nester von Kernen, vergleichbar denen, wie sie bei den in Anisogametenbildung begriffenen Thalassicollen angetroffen werden, doch wurden keine auf die Erzeugung zweier verschiedener Gametenarten hindeutende Beobachtungen gemacht, ebensowenig, wie die Bildung der Gameten selbst weiter verfolgt werden konnte. Da sich währenddessen an dem die Mitte der Centralkapsel einnehmenden Dauerkern die gleichen Veränderungen vollziehen sollen, wie sie an dem Primärkern vor seiner Teilung zu bemerken waren, so wäre zu schließen, daß das Individuum mehrmals den Prozeß der Sporenbildung erlebt.

Die die Teilung des primären Kernes vorbereitenden Vorgänge bestehen nach Haecker darin, daß in dem mit einer großen Menge von „Einzelknäueln“ erfüllten Kern bläschenförmige Körper mit einer hufeisenförmigen Chromatinschleife in ihrem Innern auftreten. Sie entstehen durch Umwandlung der Einzelknäuel. Ich habe auf die große Ähnlichkeit dieser „Chromosomenbläschen“ mit den bei der Gametenbildung von *Aulacantha* auftretenden derartigen Bildungen bereits weiter oben hingewiesen. Während es sich im letzteren Falle jedoch um eine mit der Disintegration des primären Kernes in Beziehung stehende Erscheinung, um einen centrifugalen Vorgang handelt, sollen bei *Oroscena* umgekehrt die Chromosomenbläschen, die den Kernraum

auch nicht verlassen, zu größeren Blasen verschmelzen. Im Innern derselben findet man je nach der Zahl der zusammengetretenen Bläschen mehr oder minder reichliche Chromatinschleifen, an denen gelegentlich eine Längsspaltung deutlich zu erkennen war. Gleichzeitig verdickt sich die Kernmembran. HAECKER sieht, wie gesagt, in diesen Vorgängen die Prophasen eines Teilungsprozesses, der zur Entstehung zweier differenter Kerngebilde, eines Geschlechts- und eines Dauerkernes führt.

Der hier gegebene kurze Überblick über das Verhalten des Kernes bei der Gametenbildung anderer monozoen Radiolarien zeigt daß in dieser Hinsicht bei den bisher untersuchten Arten nicht unerhebliche Unterschiede bestehen, ja, daß selbst bei einander näherstehenden Formen eine wesentliche Verschiedenheit zutage tritt.[1])

Bezüglich der bei *Aulacantha* bestehenden Verhältnisse bleibt, noch die Frage zu berühren, welche Bedeutung der Gametenbildung in der Gesamtheit der Fortpflanzungserscheinungen zukommt und in welcher Beziehung sie zu den anderen bei diesem Radiolar beobachteten Vermehrungsarten steht.

Während es sich bei den vorher besprochenen verschiedenen Teilungsprozessen um Fortpflanzungsvorgänge vegetativer Natur

---

[1]) Zu den HAECKER'schen Beobachtungen an *Oroscena* möchte ich jedoch noch bemerken, daß es mir nicht sicher zu stehen scheint, ob die Deutungen HAECKER's im einzelnen wirklich überall das Richtige treffen. So möchte ich die Frage aufwerfen, ob die Beziehungen zwischen Einzelknäueln und Chromosomenbläschen nicht vielleicht unter Annahme eines umgekehrten Entwicklungsganges in entgegengesetzter Richtung zu suchen wären, so daß nämlich nicht die kleinen Chromosomenbläschen zu großen mehrschleifigen verschmelzen, sondern im Gegenteil die großen Blasen in kleinere mit wenigeren Chromatinschleifen und diese weiter in solche mit einem einzelnen Chromosom zerfallen und daß aus den kleinen Bläschen dann die Einzelknäuel entstehen. Dieser Verlauf der Vorgänge würde mehr dem entsprechen, was bei *Aulacantha* beobachtet wurde. Hier treten die Chromosomenbläschen schon frühzeitig auf und sie sind es, die sich weiterhin in die Knäuel umwandeln, so daß das Stadium der Einzelknäuel nicht als ein früher, sondern vielmehr als ein später Zustand in dem ganzen Entwicklungsgange erscheint. Allerdings würde diese veränderte Auffassung der Vorgänge auch die Deutung anderer Erscheinungen nicht unberührt lassen, wie denn außerdem noch in Betracht zu ziehen ist, daß wahrscheinlich auch bei *Oroscena* die Fortpflanzung auf verschiedenem Wege vor sich gehen kann und möglicherweise nicht alle beobachteten Stadien dem gleichen Cyclus angehören. So läge wohl der Gedanke nahe, daß es sich bei dem Zerfall des Primärkernes in zwei Tochterkerne gerade wie bei den entsprechenden Erscheinungen bei Tripyleen und bei der nahe verwandten *Thalassicolla* nur um einen vegetativen Zweiteilungsprozeß handelt, doch wird man sich bei dieser Annahme andererseits auch die Unterschiede in den Skeletverhältnissen gegenwärtig halten müssen.

handelt, sehen wir mit der Erzeugung zweier differenter Gametenformen auch geschlechtliche Erscheinungen sich in den Entwicklungskreis unseres Objektes einfügen.

Aus der Gruppe der Radiolarien sind uns derartige Fälle ja seit langem bekannt und die neuere Forschung hat die Zahl der Beispiele durch Feststellung ähnlicher Verhältnisse in anderen Protozoenabteilungen erheblich vermehrt.

Gerade so wie bei *Thalassicolla* und den Sphärozoëen dürfen wir auf Grund der vorliegenden Befunde auch für *Aulacantha* ein Alternieren geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungsvorgänge, einen Generationswechsel annehmen, in welchem hier einerseits die verschiedenen Arten der einfachen Zweiteilung, andererseits die im Dienste der sexuellen Vermehrung stehende Gametenbildung miteinander verknüpft sind.

Leider liegen über das weitere Schicksal der Schwärmer nach ihrem Freiwerden und die Umwandlung derselben zum fertigen Tiere bisher für keine Radiolarienart Beobachtungen vor und auch hinsichtlich der individuellen Entwicklung des Tripyleenkörpers aus dem befruchteten Macrogameten lassen sich höchstens einige Vermutungen aussprechen.

In erster Linie wird man bei der Frage nach dem Aussehen der jugendlichen Zustände wohl an jene kleinen nackten oder doch eigener Skeletausscheidungen entbehrenden Tripyleen erinnert, wie sie uns zuerst durch Haeckel bekannt geworden sind. Inwieweit wir zu der Annahme berechtigt sind, daß es sich bei diesen Formen um frühe Entwicklungsstadien anderer Tripyleenarten handelt, soll im nächsten Kapitel untersucht werden.

F. Haben wir in den Phaeodiniden und Caementelliden[1]) Jugendstadien skeletführender Tripyleenarten vor uns?

Während meines Aufenthaltes in Neapel hatte ich auch die Frage ins Auge gefaßt, wie wohl die jungen aus Gameten entstandenen Aulacanthen aussehen möchten und daher allem Beachtung zugewandt, was als Jugendstadium dieser Tripyleenform in Betracht

[1]) In den Protokollen der Plankton-Expedition fand ich unter der Bezeichnung „Caementarien“ die mit Fremdkörperskeleten versehenen Tripyleen vermerkt. Diese Formen würden im Haeckel'schen System den Cannorrhaphiden zuzurechnen sein.



kommen konnte. Das Einzige der Art, was immer wieder die Aufmerksamkeit auf sich lenkte, waren minimale Tripyleen, die, eigener Skeletbildungen entbehrend, ihre Körperoberfläche mit kieseligen Fremdkörpern verschiedener Herkunft bedeckt hatten.

Ich habe früher (1891) bezüglich dieser Formen die Vermutung ausgesprochen, daß sie keine besonderen Arten darstellen, sondern nur Entwicklungszustände anderer skeletführender Tripyleen seien. Die gleiche Ansicht äußerte ich hinsichtlich der nackten Haeckel-schen Phaeodiniden, für die Haeckel übrigens schon selbst (1887) eine solche Möglichkeit hervorhob. Auch V. Haecker (1907 a) rechnet mit dem Bestehen dieser Tatsache.

Wir werden im folgenden sehen, ob, oder in welchem Umfange, sich diese Ansicht aufrecht erhalten läßt.

Zu der Annahme, daß die erwähnten Formen Jugendzustände anderer Arten darstellen möchten, stand es in gutem Einklang, daß zur Zeit meiner Untersuchungen, als die Aulacanthen in großer Zahl auftraten, auch Caementelliden ganz besonders reichlich waren. Sie wären mir wohl noch häufiger zu Gesicht gekommen, wenn für den Fang Netze mit engeren Maschen verwandt und vielleicht auch, wenn etwas größere Tiefen befischt worden wären.

Eine ähnliche aber noch einfachere kleine Form, die mit Haeckel's Phaeodiniden große Ähnlichkeit hat, fand ich in dem Material der Plankton-Expedition. Der quantitative Planktonzug Pl. 19 (Labradorstrom) enthielt in großer Zahl eine Tripylee von 0,08—0,09 mm Durchmesser, die auf Tafel XVII, Fig. 65 abgebildet ist.[1]) Wegen der geringen Größe des Objekts, und da alle meine Stücke in Canadabalsam eingeschlossen waren, mußte ich von der Herstellung von Schnittserien Abstand nehmen und mich auf die Untersuchung in toto beschränken.

Die Centralkapsel dieser Form enthält einen im Vergleich zu den meisten anderen Tripyleenarten kleinen abgeflachten Kern, der

die ein Skelet aus isolierten, tangential gelagerten oder durch das Extrakapsularium zerstreuten Kieselstücken besitzen. Im Falle, daß es wirklich Formen mit eigenen derartigen Skeletausscheidungen gibt, muß jedoch die Haeckel'sche Bezeichnung für diese reserviert bleiben, während die mit kieseligen Fremdkörpern sich bedeckenden Formen anders zu benennen sein würden. Da die Bezeichnung *Caementaria* bereits früher von Haeckel für eine andere Tiergruppe vergeben wurde, so möge für die hier in Frage stehenden Organismen der obige Name dienen.

[1]) Fig. 64 zeigt ein paar Exemplare bei derselben Vergrößerung, wie sie auf Taf. XIII, Fig. 24 u. Taf. XVI, Fig. 49 für ganze *Aulacantha*-Individuen zur Verwendung gelangte. Der erhebliche Größenunterschied tritt deutlich zutage.

stark excentrisch gelegen, von der aboralen Wandung nur durch eine dünne Plasmaschicht getrennt ist. Der übrige Innenraum der Centralkapsel war meist dicht mit gelblich grünen Phaeodellen erfüllt, die kaum noch Platz zwischen sich für die Massen des Endoplasmas ließen. Gelegentlich fand ich auch Exemplare mit nur ganz wenigen großen Phaeodellen im Innern der Centralkapsel. Alsdann konnte man erkennen, daß das Endoplasma von relativ wenigen großen Vacuolen durchsetzt war. Das Extracapsularium enthielt ebenfalls stets mehr oder minder reichliche Mengen von Phaeodium, die die ausgesprochen einseitige Lagerung, wie sie sonst für diesen Bestandteil des Tripyleenkörpers charakteristisch ist, meistens vermissen ließen. Kieselige Einlagerungen waren vorhanden, jedoch oft so spärlich, daß man sie bei ihrer Feinheit leicht übersehen konnte. In anderen Fällen war die Zahl der Kieselteilchen etwas größer; immer aber waren es nur ganz dünne Stäbchen resp. Fadenenden von verschiedener Länge, zu denen sich hin und wieder kleine Diatomeenpanzer oder Bruchstückchen solcher gesellten. Als weiteren Bestandteil konnte man fast stets eine gefältelte Membran nachweisen.

Ein einziges Mal beobachtete ich auch ein Teilungsstadium; ich habe es in Fig. 66 wiedergegeben. Die Centralkapsel ist stark gestreckt und im mittleren Teil ein wenig eingeschnürt. Der Kern ist bereits in zwei Hälften zerfallen, die weit auseinander gerückt sind. Anzeichen, die die Feststellung der Teilungsart ermöglicht hätten, waren an ihnen nicht mehr zu erkennen. Das zwischen den Tochterkernen gelegene Endoplasma ist auch in diesem Falle dicht mit Phaeodellen erfüllt. Eine umfangreiche Masse von Phaeodium liegt im Extracapsularium, der Centralkapsel einseitig angelagert.

Der ganze Bau dieser Form, an deren Centralkapsel ich von Öffnungen nichts erkennen konnte, zeigt besonders einfache Verhältnisse, wie auch bisher keine Tripyleenart von ähnlich geringer Größe bekannt geworden ist.

Was die bei Neapel beobachteten Caementelliden betrifft, so boten sie das Bild kleiner rundlicher oder eckiger Protoplasmaklümpchen, die an ihrer Oberfläche meist mit Dictyochengehäusen, gelegentlich außerdem auch noch mit Diatomeenpanzern oder anderen kieseligen Fremdkörpern bedeckt waren. Die Dictyochen sind stets so gelagert, daß die Wölbung des Hütchens nach außen gerichtet ist. Die kleinsten Exemplare, die nur drei oder vier Dictyochenpanzer trugen, hatten noch nicht einmal die Größe der vorerwähnten Tripyleenform aus dem Labradorstrom, es wurden aber auch wesentlich größere Individuen beobachtet. In Fig. 57 habe ich zwei mittel-

große Exemplare in der für die Totalabbildungen von *Aulacantha* angewandten Vergrößerung dargestellt.

Ich beschränkte mich damals im Drange der Arbeiten darauf, ein paar größere Stücke zu schneiden und von den übrigen kleinen Exemplaren eine Anzahl zu weiterer Untersuchung in Canadabalsam einzuschließen. Ich würde heute insofern anders verfahren, als ich Glycerin als Einschlußmittel wählen würde, um so dem für die Untersuchung des Weichkörpers störenden Einfluß der Kieselbildungen zu begegnen. In den Balsampräparaten hatten sich überall die feinen Hohlräume der Kieselstücke mit Gasen des Lösungsmittels gefüllt, so daß die äußere Hülle eine mehr oder minder undurchsichtige Schicht um den protoplasmatischen Inhalt bildete.

Bei den geschnittenen Tierchen ließ sich der Weichkörper, der mit seiner Centralkapsel und seinen Phaeodiummassen die allgemeinen Organisationsverhältnisse des Tripyleenleibes aufweist, genauer untersuchen. An der Centralkapsel ist eine Astropyle stets gut zu erkennen. Hinsichtlich der Nebenöffnungen scheinen Unterschiede zu bestehen; ich habe Parapylen an keinem der kleineren Exemplare nachweisen können. Der von dem vacuolisierten Endoplasma umgebene Kern zeigte bald eine ähnliche Struktur wie sie für den ruhenden *Aulacantha*-Kern charakteristisch ist, indem das Chromatin sich in derben radiären Strängen angehäuft fand (Taf. XVII, Fig. 58), bald war die chromatische Substanz in kleinen zackigen Massen (Fig. 60) oder noch kleineren, dicht gelagerten Kügelchen vereinigt. Im letzteren Falle (Fig. 61) hatte der Kern des betreffenden Individuums außerdem noch ein vacuolisiertes Aussehen. Bei einem Kern, bei dem ich das Chromatin in unregelmäßigen, durch feine Ausläufer miteinander verbundenen Brocken angehäuft sah, so daß eine Art von Maschenwerk mit dickeren Knotenpunkten gebildet wurde, war eine in das Innere sich einsenkende Einstülpung vorhanden, wie ich sie sonst nie beobachtet habe (Fig. 59). Da ich kein Anzeichen dafür bemerkte, daß es sich um ein Kunstprodukt handelte, wollte ich diesen Kernzustand doch nicht ganz unerwähnt lassen.

Zu den eben angeführten Beobachtungen, die schon darauf hindeuten, daß der Kern dieser Organismen sich nicht immer in dem gleichen Stadium eines Ruhezustandes befindet, kommt noch eine weitere, in unserer Frage schwerer wiegende hinzu: Eines meiner geschnittenen Exemplare, das sich durch beträchtliche Größe und durch den Besitz zweier gut erkennbarer Nebenöffnungen auszeichnete, entbehrte des großen primären Kernes in seiner Centralkapsel und wies statt dessen eine Menge kleinerer Kerne auf, die

das Endoplasma erfüllten. Ich habe auf Tafel XVII, Fig. 62 einen medianen Längsschnitt durch die betreffende Centralkapsel zur Darstellung gebracht.

Eine genauere Untersuchung zeigte, daß sämtliche Kleinkerne in Teilung begriffen waren. Diese Dinge sind aus Fig. 63 ersichtlich, die einen Teil aus einem der Schnitte bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt. Die Teilungsvorgänge, die sich unter dem Bilde einer primitiven Mitose abspielen, sind ganz ähnliche wie bei *Aulacantha* und *Thalassicolla* (vgl. hierzu Taf. XV, Fig. 47 u. 48, Taf. XVII, Fig. 68). Die Zahl der Chromosomen ist auch im vorliegenden Falle wieder relativ gering, sie mag höchstens 10—12 betragen. Wo in der Zeichnung weniger Chromosomen zu finden sind, handelt es sich augenscheinlich nur um angeschnittene Kerne. Die Chromatinfäden ließen unter günstigen Verhältnissen eine deutliche Zusammensetzung aus perlschnurartig aneinander gereihten Chromatinkügelchen erkennen. Eine Längsspaltung der Chromosomen findet nicht statt. Das ganze Kerngebilde streckt sich bei der Teilung in die Länge und die Chromosomen erfahren im Äquator der Teilungsfigur eine Durchschneidung quer zur Längsrichtung, wobei dann in ähnlicher Weise wie Lauterborn (1895) es für *Ceratium hirundinella* oder Vahlkampf (l. c.) bei *Amoeba limax* beschreibt, die Tochterkerne von jedem Faden eine der Hälften erhalten. Nicht selten beobachtet man eine Krümmung oder Knickung der Spindel, so daß die Achsen der Tochterkerne im Winkel gegen einander geneigt sind. Ob auch centrosomenartige Körperchen an den Polen der Teilungsfiguren lagen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die dicht gelagerten, in meinem Präparat durch Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbten Chromatinfäden ließen nirgend eine sichere Entscheidung der Frage zu. Ich möchte nach meinen Erfahrungen an den oben genannten anderen Radiolarienformen aber annehmen, daß sie auch bei den Caementelliden nicht fehlen.

Das beobachtete Stadium entspricht in allem Wesentlichen dem Zustande, wie wir ihn auch bei *Aulacantha* nach Auflösung des Primärkernes angetroffen haben und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es sich gerade wie dort, so auch hier um Vorgänge handelt, die mit der Gametenbildung im Zusammenhange stehen. Auf die nahe bevorstehende Auflösung der Centralkapsel deutete bei unserer Caementellide auch die auffallende Feinheit der sonst recht derben Membran der Centralkapsel hin.

Es ist noch von Interesse, zu sehen, was an weiteren Beobachtungen über Fortpflanzungserscheinungen bei ähnlichen Tierformen

vorzubringen ist. Hier möchte ich zunächst eines Fundes Erwähnung tun, der dem Material der Plankton-Expedition entstammt.

In dem quantitativen Fang Pl. 29 aus dem Floridastrom fand ich eine kleine Tripylee, die ich auf Taf. XVII, Fig. 67 abgebildet habe. Sie enthält in ihrem unregelmäßig begrenzten Extracapsularium außer der großen Centralkapsel und zahlreichen grünlichen und braun gefärbten Phaeodellen, Kieseleinlagerungen verschiedener Gestalt: röhrenförmige Stacheln, wie sie die Aulacanthen besitzen, feine Fädchen und Stäbchen, deren Herkunft nicht sicher zu ermitteln ist, Bruchstücke von Diatomeenpanzern sowie kleinere Radiolarienskelette und Fragmente von solchen.

In der Centralkapsel erkennt man deutlich drei große runde Kerne. Sie liegen so angeordnet, daß der eine Kern in den oberflächlichen Zwischenraum der beiden anderen eingesenkt erscheint. Wir haben hier also einen Zustand vor uns, wie er in ganz ähnlicher Ausbildung auch bei *Aulacantha* zur Beobachtung gelangte, und wie dort haben wir es auch im vorliegenden Falle offenbar mit einer auf direktem Wege erfolgten D r e i t e i l u n g d e s p r i m ä r e n K e r n e s zu tun.

Teilungszustände wurden außerdem auch schon von HAECKEL (1887) bei seinen Phaeodiniden und Cannorrhaphiden festgestellt. Auf Taf. 101, Fig. 2 des Berichtes über die Radiolarien des „Challenger“ gibt HAECKEL die Abbildung einer in Durchschnürung begriffenen zweikernigen Centralkapsel seiner *Phaeodina tripylea.* Eine andere Figur derselben Tafel (Fig. 3) stellt ein Exemplar von *Cannorrhaphis spinulosa* HAECKEL dar mit zwei synchron sich teilenden Centralkapseln. Ebenso bildet der genannte Forscher an anderem Orte (1862; Taf. III, Fig. 10) ein Individuum von *Cannobelos cavispicula* (HAECKEL) mit zwei getrennten Centralkapseln ab.[1]) Auch bezüglich der mit Dictyochidenpanzern bedeckten Formen bemerkt er (1887, p. 1550), daß er gelegentlich Tiere mit durchgeteilter Centralkapsel gesehen habe und daß die von ihm unter dem Gattungsnamen *Catinulus* zusammengefaßten Organismen regelmäßig sogar vier Centralkapseln aufgewiesen hätten (l. c. Taf. 117, Fig. 8).

Aus dem Gesagten geht hervor, daß Erscheinungen der T e i l u n g

[1]) Bei *Cannobelos cavispicula* liegt nach den Befunden JÖRGENSEN's, wie ich schon an anderem Orte (1901 p. 3) hervorhob, guter Grund zu der Annahme vor, daß die Kieselnadeln auch dieser Tierform nichts weiter als von außen aufgenommene Fremdkörper sind. Für gewisse Arten der Gattung *Cannorrhaphis* möchte ich dasselbe vermuten.



bei den in Rede stehenden Formen weit verbreitet sind, daß außerdem aber auch Gametenbildung vorkommt.

Es ist schwer, diesen Tatsachen gegenüber die Ansicht aufrecht zu erhalten, daß in den Caementelliden und Phaeodiniden allgemein Jugendstadien anderer Tripyleenarten vorliegen. Denn, wenn wir auch dort, wo nur eine einfache Teilung beobachtet wurde, an Entwicklungsstadien dicystiner[1]) Arten denken können, die vielleicht erst nach Zerfall der ursprüglich in der Einzahl vorhandenen Centralkapsel in zwei Tochterkapseln ihr definitives Skelet ausbilden, so deutet doch das Vorkommen von Zuständen, mit zwei sich abermals zur Halbierung anschickenden oder gar bereits geteilten Tochterkapseln mit viel größerer Wahrscheinlichkeit auf die Selbständigkeit der betreffenden Tierformen hin. Noch zwingender weist in dieser Richtung, nämlich, daß wir es mit erwachsenen Zuständen zu tun haben, die beobachtete Erscheinung der Gametenbildung.

Allerdings wäre auch wohl noch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß die im Vorstehenden als Phaeodiniden und Caementelliden zusammengefaßten Formen überhaupt nicht einheitlicher Natur sind, daß sich unter ihnen einerseits besondere Arten befinden, die während ihres Lebens nie in den Besitz eigener Skeletausscheidungen gelangen, daß es andererseits aber auch ganz ähnlich gebaute Organismen gibt, die nur Jugendstadien anderer Arten darstellen.[2]) Diese letzteren würden bei ihrer Umwandlung in den erwachsenen Zustand der betreffenden Tripyleenform die aufgenommenen kieseligen Fremdkörper, soweit sie solche besitzen, abwerfen oder auch zum Aufbau des eigenen Skeletes verwerten. Wir hätten in diesem Falle die Erscheinung vor uns, daß sich in den Lebenscyclus einer höher differenzierten Art das Stadium einer einfacher organisierten als früheste Entwicklungsstufe einfügte.

Ich sage nur, daß diese Möglichkeit besteht, will aber auch gleich hinzufügen, daß es mir heute sehr fraglich erscheint, ob ein Aufbau des Tripyleenskeletes aus der gelösten Substanz aufgenommener Kieselstückchen stattfinden kann. Ich halte es nämlich

[1]) Vgl. hierzu Kapitel H.

[2]) Daß die jungen, aus Gameten sich entwickelnden Tripyleen einen phaeodinidenartigen Zustand zu durchlaufen haben, der erst dann ein Ende finden wird, wenn das Tier weit genug herangewachsen ist, um mit der Ausscheidung eigener Skeletbildungen zu beginnen, dürfte wohl wahrscheinlich sein, ebenso, daß Ähnliches auch bei den durch Teilung entstehenden Sprößlingen derjenigen Arten der Fall ist, die eine feste unteilbare Schale besitzen. Im letzteren Falle wird allerdings die Periode, in der das junge Tier jeder Skeletausscheidungen entbehrt, wegen der höheren Entwicklungsstufe der Teilsprößlinge unter Umständen recht kurz sein.



für unwahrscheinlich, daß der Körper der Triyleen imstande ist, feste Kieselsäure in Lösung zu bringen, mag es sich nun um eigene Ausscheidungen oder um von außen stammende Einlagerungen handeln.[1]) Nie fand ich bei den beobachteten Caementelliden die den Körper bedeckenden Dictyochengehäuse, Diatomeenpanzer, Radiolarienskelete, oder was sonst an kieseligen Gebilden aufgenommen war, oberflächlich corrodiert oder mit anderen Anzeichen der beginnenden Zerstörnng. Ich habe früher (1903, p. 758) außerdem einmal berichtet, daß ich bei einer zu den *Spumellaria* (Familie der *Astrosphaeridae*) gehörenden Radiolarie, *Spongodrymus*, Dictyochengehäuse direkt in das Skelet eingebaut fand. Obgleich die hütchenartigen Gebilde in ihrer Form für den Zweck gar nicht einmal sonderlich geeignet erschienen, hatte eine Auflösung aber auch hier nicht stattgefunden. Ein anderes Beispiel liefert uns unter den Tripyleen die von Immermann (1903) aufgestellte Gattung *Aulokleptes*, deren Arten als Grundlage für den Bau ihrer Radialstacheln resp. als Tangentialnadeln die kieseligen Hüllen verschiedener Diatomeen verwenden. V. Haecker (1905, p. 372) stellte die Aufnahme von Fremdkörpern und Einverleibung derselben in das eigene Skelet weiter noch bei *Aulographis pandora* Haeckel und *Auloceros arborescens* Haeckel fest, deren erstere vielfach unter den eigenen Radialstacheln solche von *Aulacantha scolymantha* enthielt, während bei der anderen Art oftmals Stacheln der verschiedensten Aulacanthiden und außerdem auch Gehäuse von *Rhizosolenia* angetroffen wurden.

In naher Beziehung zu dem berührten Gegenstande steht auch die Frage, ob die Verschiedenheit der verwendeten Fremdkörper bei den Caementelliden mit einer Artverschiedenheit im Zusammenhange steht, ganz abgesehen davon, ob es sich bei diesen Formen nun um erwachsene Zustände oder nur um Jugendstadien handelt.

Wenn man sieht, wie wechselnd das Aussehen dieser Organismen je nach den aufgenommenen Kieselgebilden ist, so liegt die Annahme nahe, daß man es mit einzelnen Arten zu tun hat, die hinsichtlich der Wahl der Fremdkörper ein verschiedenes Verhalten zeigen, in

[1]) Die den Foraminiferen zukommende Fähigkeit, Teile ihrer Schale wieder einschmelzen zu können, fehlt augenscheinlich den Radiolarien allgemein. Zwar findet man beispielsweise unter den koloniebildenden Formen bei *Collosphaera* gelegentlich in die Länge gestreckte und bisquitartig in der Mitte eingeschnürte Gitterschalen, die wohl den Eindruck erwecken könnten, als ob sie in Teilung be griffen wären, doch hebt schon Haeckel (1862) hervor, daß es sich in solchen Fällen nicht um Teilungszustände handle, vielmehr seien es Doppelschalen, die um zwei nahe zusammenliegende Nester gleich in dieser Form zur Ausbildung gelangt seien.

der Weise, daß die eine Form mehr dieses, die andere mehr jenes Material bevorzugt. So finden wir bald den Körper mit großen *Coscinodiscus*-Schalen gepanzert, so daß er kantig, fast würfelförmig erscheint, ein anderes Mal besteht die Hülle des rundlichen oder kugeligen Tieres fast nur aus den Hütchen einer *Dictyocha*-Art oder letztere sind zusammen mit mehr oder minder reichlichen Diatomeengehäusen verschiedener Form verwendet worden. Dann wiederum beobachtet man Exemplare, deren Oberfläche in der Hauptsache mit stäbchen-, faden- oder nadelartigen Kieselgebilden bedeckt ist. Auch hierbei handelt es sich vielfach um aufgenommene Diatomeenpanzer, oft aber auch um Bildungen tierischen Ursprungs, deren Herkunft jedoch meist nicht sicher zu ermitteln ist. Noch wieder in anderen Fällen besitzen die Tierchen eine Hülle aus dicht zusammengefügten Skeleten kleiner Radiolarienformen aus verschiedenen Familien, wozu dann auch die vorerwähnten Materialien in wechselnder Menge hinzukommen können.

Immermann gibt an, daß die Arten der Gattung *Aulokleptes* für den Aufbau ihrer Skeletbildungen „keine Auswahl bei der Aneignung der Fremdkörper“ treffen und daß „die Angehörigen von durchaus verschiedenen Diatomeenfamilien auf dem gleichen Weichkörper“ gefunden wurden. Ich glaube, daß auch bei den Caementelliden von einer Wahl der Kieselgebilde nicht wohl die Rede sein kann. Diese Formen werden naturgemäß hinsichtlich ihrer Einlagerungen immer von den Bedingungen abhängig sein, wie sie das betreffende Meeresgebiet oder die Schicht, in der sie leben, ihnen gerade gewährt. So werden denn, je nach den örtlichen Verhältnissen, in dem einen Falle hauptsächlich Dictyochidengehäuse, in einem andern in erster Linie Diatomeenpanzer, Radiolarienskelete oder was sonst an der Stelle von geeigneten kieselschaligen Organismen zur Zeit vorkommt, zum Aufbau der Hüllbildungen Verwendung finden. Danach würde die Natur und Herkunft der kieseligen Einlagerungen für eine Artunterscheidung allein nicht maßgebend sein können. [1])

Und doch sind gewisse andere Unterschiede vorhanden, in denen wohl zum mindesten eine Verschiedenheit der Artzugehörigkeit zum Ausdruck kommt, das ist, abgesehen von der bestehenden erheblichen Differenz in der Größe der Tiere, vor allem die wechselnde Ausbildung der Kapselöffnungen. Nicht nur ist es nach den vor-

[1]) Es sei hierzu bemerkt, daß ich neuerdings eine Atlanticellide beobachtet habe, bei der die Oberfläche der Centralkapsel mit Dictyochengehäusen bedeckt ist, so daß die im übrigen ganz abweichend gebaute Form auf den ersten Blick einer Caementellide zum Verwechseln ähnlich sieht.

liegenden Untersuchungen mehr als wahrscheinlich, daß bald die Parapylen ganz fehlen, bald dagegen diese Gebilde in der gewöhnlichen Zweizahl entwickelt sind, auch bezüglich der Gestalt der Hauptöffnung bieten sich uns wechselnde Verhältnisse dar. So zeigt uns beispielsweise die Fig. 62 eine Astropyle von flacher, uhrglasähnlicher Form, während wir in Fig. 60 eine Hauptöffnung von hoher, kegelförmiger Gestalt vor uns sehen.

Es bedarf, wie die obigen Ausführungen erkennen lassen, noch weiterer Untersuchungen an einem größeren Material, als es mir gegenwärtig zur Verfügung steht, um in den verschiedenen sich hier darbietenden Fragen völlige Klarheit zu schaffen.

G. Beobachtungen über die Fortpflanzungsverhältnisse in anderen Tripyleenfamilien.

Die an *Aulacantha* gewonnenen Kenntnisse setzen uns in den Stand, auch hier und da bei anderen Tripyleenformen, bei denen nur vereinzelte, nicht zusammenhängende Entwicklungsstadien beobachtet wurden, doch einen Einblick in die Fortpflanzungsverhältnisse zu gewinnen.

Ich werde im folgenden dasjenige zusammenstellen, was Untersuchungen auf diesem Gebiete neu ergeben haben und was sich aus einigen in der Literatur vorliegenden Abbildungen in Teilung begriffener Centralkapseln von Formen aus verschiedenen Familien bezüglich der Art der Kernvermehrung schließen läßt.

Von den nackten Phaeodiniden und ebenso den mit einem Fremdkörperskelet ausgestatteten Caementelliden sowie den Cannorrhaphiden kann an dieser Stelle abgesehen werden, sie haben im vorigen Kapitel bereits Berücksichtigung gefunden.

Am besten orientiert sind wir über die Castanelliden. Die von Herrn Dr. W. J. Schmidt hier in Bonn an dem Material der Plankton-Expedition vorgenommenen Untersuchungen, von denen schon weiter oben die Rede war[1]), ergaben, daß bei den Castanelliden neben der mitotischen Kernteilung, wie sie durch V. Haecker's Beobachtung des Tochterplattenstadiums kürzlich schon für *Castanidium variabile* festgestellt wurde (1906b, p. 62; 1907c, p. 6 u. 7,

---

[1]) Vgl. Seite 168.

Fig. 1a u. 1b) auch Zweiteilung mit direkter Kernvermehrung, sowie ferner Fortpflanzung durch Gametenbildung vorkommt.

Von mitotischen Teilungszuständen fand Herr Dr. Schmidt das Stadium der Äquatorialplatte, außerdem wurden ein paar Individuen mit in Rekonstruktion begriffenen Tochterkernen angetroffen. Wie in dem von V. Haecker beobachteten Falle waren jedesmal zwei Centralkapseln vorhanden, die sich in synchroner Teilung befanden. Ferner wurden auch aus der Reihe der vorbereitenden Phasen verschiedene Entwicklungszustände beobachtet.

Von einem Eingehen auf Einzelheiten darf ich mit Rücksicht auf die bald erscheinende ausführlichere Arbeit absehen; an dieser Stelle sei nur erwähnt, daß die Äquatorialplatte völlig den gleichen Bau wie bei *Aulacantha* aufweist und daß die späteren Teilungszustände der Centralkapsel ebenfalls im wesentlichen dasselbe Bild wie dort darbieten. Über das Stadium der Tochterplatten sind wir durch die Angaben V. Haecker's (l. c.) unterrichtet; sie lassen für diese Entwicklungsphase nicht minder weitgehende Übereinstimmung mit den bei *Aulacantha* festgestellten Strukturverhältnissen erkennen. Auch hinsichtlich der Menge der Chromosomen, deren Zahl V. Haecker bei *Castanidium* im Tochterplattenstadium auf 1500—1600 bestimmte [1]), besteht Ähnlichkeit. Von besonderem Interesse ist noch die Tatsache, daß die Untersuchungen von Schmidt und Haecker für die Castanelliden gleichfalls das Vorhandensein einer doppelten Spaltung der Chromosomen sehr wahrscheinlich machen.

Wie bei *Aulacantha* vollzieht sich bei den Castanelliden die direkte Kernteilung unter Auftreten eines den Kern in zwei Hälften zerlegenden Spaltes, und wie dort erfolgt die Halbierung der Centralkapsel unter voraufgehender Entstehung einer die Membran in der Ebene des Kernspaltes durchschneidenden Rille. Ebenso konnte auch hier das sofortige Eintreten der soeben amitotisch entstandenen Tochterkerne in die Prophasen der nächsten auf mitotischem Wege erfolgenden Teilung beobachtet werden.

Von der Gametenbildung wurde leider nur ein einziges weit fortgeschrittenes Stadium gefunden. Es zeigt den Hohlraum des Skeletes mit zahlreichen kleinen vielkernigen Kügelchen erfüllt, deren Zwischenräume durch Protoplasmareste eingenommen werden; das Phaeodium fehlt. Der betreffende Entwicklungszustand entspricht

[1]) Auf die große Schwierigkeit einer nur annähernd genauen Bestimmung der Chromosomenzahl habe ich schon früher (Teil I, p. 242) hingewiesen. Auch andere Umstände, auf die ich noch zu sprechen kommen werde, sind bei der Würdigung der bei diesen Objekten gefundenen Zahlenwerte in Betracht zu ziehen.



also vollkommen der schon in der ersten Mitteilung von mir beschriebenen späteren Phase während der Gametenbildung, die dem Freiwerden der Schwärmer nahe voraufgeht. Sollte meine Deutung der Befunde bei *Aulacantha* richtig sein, so dürfte es sich auch bei dem in Rede stehenden Stadium von *Castanidium* um die Bildung von Macrogameten handeln.

Für alle anderen Tripyleenfamilien liegen nur vereinzelte Funde von Fortpflanzungszuständen vor.

Aus der Familie der Aulacanthiden sind verwertbare Beobachtungen über Teilungsstadien auch noch von *Aulokleptes* bekannt geworden. Die von V. Haecker (1907 b, Fig. 2) gegebene Abbildung eines *Aulokleptes ramosus* Immermann mit vier Centralkapseln, von denen zwei in Teilung begriffen sind, läßt keinen Zweifel darüber bestehen, daß bei den mit zwei Kernen dargestellten Centralkapseln amitotische Teilung des Kernes stattgefunden hatte.[1])

Über die Fortpflanzung der Sagosphäriden fehlen bisher alle Angaben.

Bezüglich der Aulosphäriden sind wir nicht wesentlich günstiger gestellt. Nach einer Abbildung R. Hertwig's (1879, Taf. X, Fig. 2), die eine sich zur Teilung vorbereitende Centralkapsel von *Aulosphaera elegantissima* H. (oder *cruciata* H.) wiedergibt, ist auch für diese Formen das Vorkommen direkter Kernvermehrung anzunehmen.

Für die Cannosphäriden kann ich angeben, daß bei ihnen mitotische Kernteilung angetroffen wird. Während meiner Untersuchungen in Neapel beobachtete ich einmal die innere Skeletkugel einer Cannosphäridenart, wahrscheinlich *Coelacantha anchorata* R. Hertwig, deren Centralkapsel in Durchschnürung begriffen war. Die jungen Tochterkerne befanden sich in Rekonstruktion und hatten die uns von *Aulacantha* her bekannte tiefe Schüsselform angenommen. Das Stadium entsprach dem im Teil I, Textfigur W dargestellten Entwicklungszustande. — Daß bei den hierher gehörenden Formen aber außerdem auch noch direkte Kernteilung vorkommt, möchte ich aus einer bei R. Hertwig (1879, Taf. IX, Fig. 2) sich findenden Abbildung einer zweikernigen *Coelacantha anchorata* schließen, bei der die Tochterkerne durch einen ziemlich schmalen, parallelrandigen Spalt von einander getrennt sind und die Centralkapsel keinerlei Einschnürung an der aboralen Seite erkennen läßt.

Bei den Challengeriden konnte ich das Vorkommen von

[1]) Vgl. hierzu weiter oben, Kapitel D, Absatz f.



Zweiteilung unter amitotischer Kernvermehrung mit Sicherheit nachweisen. Mehrfach sah ich das charakteristische Anfangsstadium mit dem den Kern halbierenden schmalen scharfen Spalt. Außerdem fand ich auch noch einen Fall von Dreiteilung. E. Haeckel (1887) sowohl wie V. Haecker (1906a) geben nur an, daß sie zweikernige Individuen und außerdem solche mit zwei getrennten Centralkapseln beobachteten. V. Haecker's Abbildung eines *Challengeron armatum* Borgert (l. c. Taf. XI, Fig. 1) läßt jedoch auch die unzweifelhaften Anzeichen direkter Kernhalbierung erkennen.

Unter den Medusettiden fand ich (1906) amitotische Zweiteilung des Kernes bei *Euphysetta* und *Gazelletta*. Mitotische Kernvermehrung wird auch bei diesen Formen wahrscheinlich vorkommen. Das von V. Haecker (1906d) beschriebene Exemplar von *Planktonetta atlantica* Borgert mit drei Centralkapseln, von denen die eine innerhalb der Schale befindliche einen ruhenden Kern aufwies, während die beiden anderen außerhalb im Phäodium gelegenen Kapseln Kerne in den Telophasen zeigten, mag vielleicht als Beispiel dienen können, doch erscheint mir zurzeit die Zusammengehörigkeit der erwähnten Teile noch nicht genügend sicher gestellt.

Von Fortpflanzungszuständen bei Circoporiden ist mir unter meinem Material nur ein Exemplar zu Gesicht gekommen, das in seiner Centralkapsel zwei augenscheinlich durch direkte Teilung entstandene Kerne enthält. Das Stück ist leider nicht näher zu bestimmen, da von der Schale nur Bruchteile vorliegen; es scheint sich um eine *Circoporus*-Art zu handeln. In der Literatur finden sich bisher keine Angaben, die weitere Aufschlüsse in der vorliegenden Frage geben könnten.

Von der Fortpflanzung der Tuscaroriden wissen wir bis jetzt auch nur sehr wenig. Haeckel erwähnt, daß er in einem Falle bei *Tuscarusa* (*Tuscarora*) *belknapi* zwei Kerne innerhalb der Centralkapsel sah und daß von J. Murray (1885, Taf. A, Fig. 15) bei der gleichen Form zwei getrennte Centralkapseln beobachtet worden seien. Durch das regelmäßige Vorhandensein je zweier Centralkapseln, eine Eigentümlichkeit, die noch weiter unten zu besprechen sein wird, waren sämtliche mir aus dem Material der Plankton-Expedition vorliegenden Tuscaroriden ausgezeichnet. Ebenso fand V. Haecker (1904) bei den Tuscaroriden der „Valdivia“ die Centralkapseln gewöhnlich in der Zweizahl vor, ein einzelnes Stück enthielt deren vier.

Die bisherigen Befunde deuten nun zwar darauf hin, daß Zweiteilung auch bei diesen Formen stattfindet. Die völlig abweichenden

Verhältnisse, wie sie hier bezüglich des feineren Baues und bei den von mir untersuchten Stücken auch schon hinsichtlich der Gestalt des Kernes bestehen, lassen aber keinerlei Vorstellung über den Prozeß der Teilung zu. In meiner Tuscaroriden-Arbeit (1905) führte ich bereits aus, daß bei meinen Exemplaren der Kern „eine merkwürdige, etwa 8-förmige Gestalt“ aufweist. Das Chromatin zeigt sich „in einem dicken Strang angehäuft“, der „zwei Ösen oder Schleifen bildet“ und der in eine weniger stark färbbare Grundsubstanz eingebettet ist (l. c. Textfig. A). Gegen die früher von mir geäußerte Ansicht, daß es sich bei diesen Kernformen um Teilungsstadien handle, würde, wie ich heute urteile, wohl die Häufigkeit des Zustandes, die bei Tripyleen etwas ganz Ungewohntes wäre, ins Gewicht fallen. Ohnedies bleibt bei den genannten Formen ja noch so manche interessante Frage weiteren Untersuchungen zur Lösung übrig.

Teilungszustände von Conchariden wurden bereits von Haeckel (1887) beobachtet und über meine eigenen Funde berichtete ich schon an anderem Orte (1907). Bezüglich der Vorgänge bei der Kernvermehrung kann ich jedoch keine genaueren Angaben machen, da das mir vorliegende Material nicht gut genug erhalten war.

Ebenso läßt sich gegenwärtig nichts näheres über diese Verhältnisse bei den Coelodendriden (und Coelographiden) sagen.

Es verbleiben nunmehr noch einzelne kleinere Familien: die Cadiiden, Porospathiden, Atlanticelliden und Astracanthiden. Für sie alle fehlen bis heute jegliche Beobachtungen von Fortpflanzungsstadien.

Ich möchte hier auch noch kurz auf das Verhalten der Skeletbildungen bei der Fortpflanzung eingehen. In dieser Beziehung liegen die Dinge bei den einzelnen Familien ziemlich verschieden. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei der Teilung derjenigen Formen, bei denen das Skelet aus einzelnen nicht fest miteinander verbundenen Stücken besteht. In diesem Falle werden, wie bei *Aulacantha*, die Skeletteile in zwei Gruppen gesondert, die sich um die von den Tochterkapseln gebildeten neuen Centren in der für die betreffende Form charakteristischen Weise herumlagern. Da auf diesem Wege die Zahl der Skeletstücke eine Reduktion auf die Hälfte erfährt, so sehen wir, wie durch Neubildung der Bestand wieder auf die alte Höhe gebracht wird.

Ähnlich einfache Verhältnisse wie bei den vorerwähnten Formen treffen wir bei denjenigen Arten an, die, wie beispielsweise die Conchariden, eine aus zwei zusammengefügten Klappen gebildete

Schale besitzen. Die mehr oder minder stark gewölbten Hälften fassen entweder nur mit ihren Rändern oder mittels auf den Kanten stehender Zähne ineinander. Auf die Teilung der Centralkapsel folgt auch eine solche des Skelets, das in der vorhandenen Naht in seine beiden Hälften zerlegt wird. Von diesen erhält jedes Tochterindividuum eine; die fehlende andere Schalenklappe wird durch Neubildung ergänzt. So sieht man denn gelegentlich Exemplare, deren eine Schalenhälfte das gewohnte Aussehen des voll entwickelten Gehäuses zeigt, während die andere, in der ersten Anlage begriffene, als zartes, oft nur mit Mühe erkennbares Gebilde erscheint.[1]

Wo ein einheitliches festes Gehäuse entwickelt ist, wird dieses bei der Teilung nicht mit zerlegt. Bei Vorhandensein einer besonderen Mündung verläßt das eine der beiden Tochtertiere auf dem Wege durch die Schalenöffnung den Hohlraum des mütterlichen Gehäuses und scheidet darauf an seiner Oberfläche ein eigenes Skelet ab. Eine Neubildung der Schale mag außerdem auch wohl dann erfolgen, wenn das Tier aus sonst irgend einem Grunde aus der alten Schale auswandert. In dem Material der Plankton-Expedition fand ich zahlreiche leere Challengeridenskelete und unter anderem auch ein Individuum, dessen Centralkapsel gerade im Begriffe ist, das Gehäuse zu verlassen. Die Centralkapsel ist stark in die Länge gestreckt und bereits zur Hälfte nach außen getreten. Das äußere und innere Ende ist verdickt, während der mittlere in der Schalenmündung steckende Teil eingeschnürt ist.

Auswanderung eines Sprößlings nach der Teilung wird im allgemeinen überall da zu beobachten sein, wo an der Schale eine besondere Mündung entwickelt ist, also außer bei den schon erwähnten Challengeriden auch bei den Medusettiden, den Circoporiden, Castanelliden, den Cannosphäriden und ebenso bei den Cadiiden und Porospathiden. Vielleicht gelangt bei den Aulosphäriden und Sagosphäriden, denen eine Schalenmündung fehlt, das eine der durch Teilung entstandenen beiden Tochtertiere auf dem Wege durch die Maschen des Gitterwerkes nach außen.

Bei den Tuscaroriden, die sich in der allgemeinen Gestaltung ihres Gehäuses den vorerwähnten Circoporiden, Challengeriden usw. anschließen, soll es nach V. Haecker (1904, p. 155—156) zu einer Durchteilung der Schale kommen können. Haecker's Annahme gründet sich auf die Beobachtung eines mit einer Einschnürung versehenen und eine vermehrte Zahl von Aboralstacheln aufweisenden

[1] Vgl. A. Borgert 1905, p. 97, Anm. 1.

Skelets, dessen Hohlraum vier Centralkapseln umschloß. Nun bietet sich uns aber bei den Tripyleen, wie ich im vorigen Kapitel schon hervorhob, keinerlei Anhalt für die Annahme, daß diese Formen imstande wären, feste Kieselsäure zu lösen. Auch unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die Schalenwandung der Tuscaroridengehäuse offenbar besonders viel organische Substanz enthält und mürber ist als bei den meisten anderen Tripyleenformen, dürfte doch eher zu vermuten sein, daß es sich in dem einen beobachteten derartigen Falle nur um ein abnorm entwickeltes Exemplar der betreffenden Art, *Tuscarusa tubulosa* (J. Murray), handelt. Gerade auch bezüglich des Verhaltens der Skeletbildungen bei der Fortpflanzung ist für die Tuscaroriden noch manches aufzuklären. So sollen die Vorgänge hier nach Haecker (l. c.) zur Entstehung von Kolonien führen, in denen jeweils acht Individuen durch ein aus Kieselstäbchen bestehendes, der Gitterschale von *Sagenoarium* äußerst ähnliches Schalengebilde verbunden sind.

Was endlich noch die Neubildung von Skeletteilen betrifft, so wies ich bereits früher (Teil I, p. 258—259) nach, daß dieselben zunächst als zarte häutige Ausscheidungen angelegt werden, die erst späterhin durch Einlagerung von Kieselsäure ihre definitive starre Beschaffenheit erhalten.[1]) Dies trifft sowohl für derartige Tripyleen zu, bei denen das Skelet eine Halbierung erfährt, als auch dort, wo das ganze Gehäuse von neuem ausgeschieden werden muß. Als Beispiele führte ich damals einerseits die Aulacanthen, andererseits die Challengeriden auf. Andere einschlägige Angaben folgten dann in meinen Berichten über die Medusettiden und die Conchariden der Plankton-Expedition.

Die Tatsache, daß die Skeletausscheidungen der Tripyleen ihren Ausgang von häutigen Grundlagen nehmen, wurde einige Jahre nach dem Erscheinen meiner ersten diesbezüglichen Mitteilungen gerade für die Aulacanthiden auch durch V. Haecker (1905) bestätigt, nachdem im Jahre vorher Immermann (1904)[2]) in seinen Untersuchungen über das Skelet der Aulacanthiden namentlich bezüglich der Verwendung von Fremdkörpern (Diatomeenschalen) bei dem Aufbau der Radialstacheln seiner neuen Gattung *Aulokleptes* einige interessante Mitteilungen gemacht hatte.

Es würde zu weit führen, wollte ich an dieser Stelle auch noch

[1]) Eine derartige Entstehungsweise wird vermutlich den Skeletbildungen der Radiolarien im allgemeinen zukommen. So hat Brandt (1885, p. 63) nachgewiesen, daß auch bei Sphärozoëen das Kieselskelet eine organische Grundlage besitzt.

[2]) Die älteren Angaben über die Entstehung der Skeletteile sind nicht erwähnt.



auf die Erscheinungen der Formbildung und die allmähliche Verkieselung der Skeletausscheidungen eingehen. Es sind hier gerade die ersten Versuche zur Lösung des Problems gemacht worden und manches bleibt noch zu tun, um über die Entwicklung derartig komplizierter Gebilde, wie es etwa — um nur ein paar Beispiele zu nennen — die Schalen der Porospathiden, die hohlen Stacheln der Circoporiden und Tuscaroriden sind, im einzelnen zu voller Klarheit zu gelangen.

H. Über die Erscheinungen bei wiederholter Zweiteilung und über normalerweise zweikapselige Arten.

Schon durch die ersten Tripyleenbeobachtungen Haeckel's (1862) und R. Hertwig's (1879) wurden wir mit der Tatsache bekannt, daß bei diesen Formen der Skeletraum statt einer Centralkapsel gelegentlich deren zwei enthalten kann. Später sind dann solche Stadien und auch Individuen mit mehr als zwei Centralkapseln wiederholt angetroffen worden, so von Haeckel (1887), Karawaiew (1895) und mir. Bis zu acht Centralkapseln hatte ich selbst mehrfach bei *Aulacantha* gesehen, die größte bisher festgestellte Zahl, nämlich sechszehn, fand jedoch V. Haecker (1904, p. 152) bei einer anderen, und zwar zur Gattung *Aulospathis* gehörenden Aulacanthide.

Außerdem stellte sich durch die neueren Untersuchungen aber auch heraus, daß die Zahl der Centralkapseln keineswegs immer eine gerade ist. Oft genug wurden Individuen mit drei oder fünf, überhaupt mit einer ungeraden Anzahl von Centralkapseln beobachtet. Karawaiew sah solche Exemplare von *Aulacantha* und erwähnt auch gleichzeitig (l. c., p. 301) eine ältere von mir gemachte derartige Beobachtung.

Über die Entstehung der Stadien mit mehreren Centralkapseln brauchen wir heute nicht mehr im Zweifel zu sein. Wir wissen, daß nicht immer auf die Teilung der Centralkapsel auch sogleich eine Halbierung der übrigen Körperbestandteile und eine Trennung der Tochterindividuen folgt, daß vielmehr bisweilen die Tochterkapseln oder selbst noch deren Teilungsprodukte in dem Skelethohlraum des Muttertieres vereinigt bleiben und daß auf diese Weise Individuen mit einer mehr oder minder großen Zahl von Centralkapseln zustande kommen.



Im allgemeinen kann man sagen, daß in denjenigen Fällen, wo eine ungerade Zahl von Centralkapseln vorhanden ist, dieselbe auf ungleichzeitige Teilungsschritte zurückzuführen ist. So erwähnt schon KARAWAIEW (l. c.), daß er gelegentlich bei derselben *Aulacantha* die Kerne der vorhandenen Centralkapseln in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung gesehen habe.

Andererseits gibt es aber auch Formen, bei denen die Teilungen bei der zweiten und den späteren Kapselgenerationen synchron vor sich gehen. In diesen Fällen muß die Zahl der Centralkapseln stets gerade, und bei jeder folgenden Generation doppelt so groß wie bei der vorhergehenden sein.

Natürlich können auch durch nacheinander erfolgende einzelne Teilungen Zustände erzeugt werden, die hinsichtlich der Zahl der Centralkapseln die für die synchrone Teilung charakteristischen Verhältnisse zeigen und man wird daher bei der Entscheidung der Frage, ob es sich um den einen oder den anderen Vorgang handelt, auch den Entwicklungszustand der Centralkapseln resp. ihrer Kerne in Betracht zu ziehen haben.

Es können dagegen, wie ich gezeigt habe, gelegentlich auch durch einen einzigen Teilungsvorgang aus der mütterlichen Centralkapsel drei Tochterkapseln hervorgehen, womit ein Zustand geschaffen wird, wie er uns sonst nur bei Asynchronismus der Teilungen entgegentritt. Es ist dies jedoch, wie ich bemerken muß, ein relativ seltener Fall.

Endlich gibt es aber auch noch Übergänge zwischen den beiden Möglichkeiten, nämlich Fälle, in denen eine Verschiebung in dem Teilungsrhythmus der einzelnen Centralkapselgenerationen stattgefunden hat. Vielleicht tritt dies sogar meistens ein, wenn die Zahl der Centralkapseln über vier steigt. Man könnte dann von einem partiellen Synchronismus reden. Das Resultat derartiger Teilungsvorgänge ist, daß sich die Zahlengröße für die Centralkapseln nicht in Potenzen von zwei bewegt, sondern, daß auch beispielsweise die Zahl sechs, die bei rein synchroner Teilung ausgeschlossen ist, vorkommt. So bildet V. HAECKER (1907b, Fig. 2) ein Exemplar von *Aulokleptes ramosus* IMMERMANN mit vier Centralkapseln ab, von denen zwei im gleichen Stadium der Teilung sich befinden, die beiden anderen dagegen kein Anzeichen bevorstehender Halbierung zeigen. Hier wird mit der Durchtrennung der beiden ersteren Centralkapseln der erwähnte Fall eintreten und es werden sechs Centralkapseln vorhanden sein.

Was *Aulacantha* angeht, so besteht bei ihr, wie schon angedeutet wurde, kein bestimmter Rhythmus der Teilungen, diese gehen vielmehr ungleichmäßig vor sich. Infolgedessen trifft man bald Zustände mit gerader, bald solche mit ungerader Zahl der Centralkapseln an. Für den letzteren Fall bietet das auf Tafel XIII, Fig. 24 abgebildete Tier ein Beispiel. Nach Durchführung der an der einen seiner beiden Centralkapseln sich just abspielenden Teilung würden wir ein dreikapseliges Individuum vor uns haben, doch würde die Zerlegung der zweiten Centralkapsel in zwei Tochterkapseln wieder eine gerade Zahl herstellen.

Es erhebt sich nun gleichzeitig die Frage, welchen Anteil die beiden hauptsächlichsten Teilungsarten an der Bildung mehrkapseliger Zustände haben, ob hier ein Unterschied besteht, dergestalt, daß vielleicht nur im Gefolge der Zweiteilung mit amitotischer Kernverdoppelung eine Häufung der Teilungsprodukte innerhalb des mütterlichen Skelets erfolge. Da gerade die angeführten beiden Beispiele von *Aulacantha* und *Aulokleptes* in dieser Richtung zu weisen scheinen, insofern, als hier direkte Kernteilung vorliegt, und wir in der amitotischen Kernvermehrung offenbar einen besonders rasch verlaufenden Teilungsmodus vor uns haben, so wäre der erwähnte Gedanke immerhin nahe liegend. In bezug auf diesen Gegenstand habe ich nun zu bemerken, daß keineswegs die direkte Kernteilung allein zur Entstehung von Individuen mit einer größeren Zahl von Centralkapseln führt. Ich habe bei der Bildung solcher Zustände ebensowohl mitotische als amitotische Teilungsstadien beobachtet und ich hätte einen ganz entsprechenden Fall, wie ich ihn in Fig. 24 dargestellt habe, auch mit einer in mitotischer Teilung des Kernes begriffenen Centralkapsel abbilden können. Ich erinnere außerdem an die von mir bei *Aulacantha* festgestellte Tatsache, daß, wenn auch nicht immer, so doch offenbar meistens, auf die direkte Teilung des Kernes bei den Tochterkernen ein mitotischer Teilungsvorgang folgt. Aus allem ist klar ersichtlich, daß beide Arten der Kernteilung an dem Zustandekommen der betreffenden Erscheinung beteiligt sind.

Kehren wir zu der Frage nach dem Vorkommen synchroner und asynchroner Teilungsvorgänge bei den Tripyleen zurück, so ist nach den Erfahrungen an *Aulacantha* und den erwähnten Befunden bei *Aulokleptes ramosus* schon anzunehmen, daß in der Familie der Aulacanthiden in diesem Punkte kein einheitliches Verhalten besteht.

Ausgesprochen synchrone Teilungsprozesse sind vor allen Dingen bei Castanelliden festgestellt worden. So führt V. Haecker (1906 b,

p. 62) einen Fall an, in welchem er bei einem Exemplar von *Castanidium variabile* Borgert zwei gesonderte Centralkapseln antraf, die sich wiederum in Teilung, und zwar beide im Tochterplattenstadium, befanden. Auch Dr. Schmidt, dessen Untersuchungen an Castanelliden ich schon weiter oben erwähnte, konnte die Gleichzeitigkeit der Teilungen in mehreren anderen Fällen feststellen. Bei den betreffenden von ihm beobachteten Teilungszuständen waren die Kerne der beiden Tochterkapseln entweder im Stadium der Äquatorialplatte oder der Teilungsprozeß war bereits weiter fortgeschritten, so daß die Tochterkapseln schon in Durchschnürung, die getrennten Kernanlagen auf beiden Seiten in Rekonstruktion begriffen waren. Ein anderes Tier mit vier gesonderten Centralkapseln ließ an dem gleichen Bau der Kerne ebenfalls den synchronen Verlauf der voraufgegangenen Teilungsschritte erkennen. Wenn es mir auch nicht wahrscheinlich erscheint, daß bei den Castanelliden Mitose und Amitose zu verschiedenen Resultaten führen, so ist doch darauf hinzuweisen, daß beide Forscher von synchronen Teilungsphasen nur solche speziell beobachteten, bei denen die Kernvermehrung auf mitotischem Wege erfolgte, daß direkte Kernteilung dagegen in diesem Falle nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Ebenso will ich noch erwähnen, daß mehr als vier Centralkapseln nie innerhalb der Castanellidenschale angetroffen wurden.[1])

Über die tiefer liegenden Ursachen, die zur Entstehung der Stadien mit einer größeren Zahl von Centralkapseln führen, läßt sich heute noch kein Urteil abgeben, wir wissen nicht, welche biologische Bedeutung die in Rede stehende Erscheinung besitzt, wann es nach Halbierung der Centralkapsel zur Durchteilung des ganzen Tieres oder doch seines Weichkörpers kommt, welche anderen Umstände dagegen eine Anhäufung der Teilungsprodukte im Innern des Muttertieres im Gefolge haben. Es möchte sein, daß günstige Lebensbedingungen insofern einen Einfluß ausüben, als die einzelnen Teilungen der Centralkapseln alsdann besonders schnell aufeinander folgen und so vielleicht die Halbierung des übrigen Weichkörpers zunächst unterbleibt, mit anderen Worten, daß es sich bei dem Erscheinen mehrkapseliger Individuen nur um das Einsetzen von Perioden besonders starker Vermehrung handelt.

[1]) Es sei an dieser Stelle bemerkt, daß auch bei *Thalassicolla* synchrone Teilungsprozesse vorzukommen scheinen. So gibt Brandt (1902, p. 68) an, daß er bei *Th. spumida* Haeckel in derselben Gallerte hin und wieder mehrere (2—4) durch Teilung entstandene Individuen fand, deren jedes wiederum mit zwei Kernen versehen sein konnte.



Ich glaube auch die Beobachtung gemacht zu haben, daß während meiner Untersuchungen hinsichtlich der Fortpflanzungsverhältnisse gelegentlich Unterschiede bestanden. Allerdings besitze ich nur eine Notiz, die sich auf diese Dinge bezieht. Sie lautet: „25. April. Einige Aulacanthen mit vier kleinen Centralkapseln gefunden, die sich offenbar ganz kürzlich durch Teilung aus zwei Mutterkapseln gebildet hatten. Vorher immer nur eine oder höchstens zwei Centralkapseln angetroffen. Ebenso mehrere direkte Kernteilungen beobachtet. Stadien der indirekten Teilung in diesem Fange sehr selten, dagegen diejenigen der direkten vermehrt.“ Es erscheint immerhin nicht ganz ausgeschlossen, daß dieser Umschwung die Folge irgendeiner Veränderung in den Temperatur- oder Ernährungsverhältnissen war. Auch V. Haecker (1904, p. 152) nimmt, wie ich sehe an, daß „bei den Aulacanthiden die Individuen mit acht oder sechszehn Centralkapseln . . . vorübergehende, periodisch wiederkehrende Entwicklungsstadien darstellen“.

Seit Karawaiew's Mitteilungen über *Aulacantha* ist für die Fortpflanzungszustände, bei denen sich mehrere Centralkapseln im Innern des Skeletraumes befinden, die Bezeichnung „Kolonie“ öfters angewandt worden. Auch V. Haecker bedient sich dieses Ausdrucks, der, wie mir scheint, jedoch nicht sonderlich glücklich gewählt ist. Zwar handelt es sich im vorliegenden Falle wie dort, wo wir bei Protozoen von Koloniebildung sprechen, um miteinander verbunden bleibende Individuen, die von dem gleichen Mutterorganismus abstammen, aber die Bezeichnung Kolonie würde doch eine bestimmtere Abgrenzung der Einzeltiere und einen gewissen Grad der Selbständigkeit der letzteren zur Voraussetzung haben. Von alledem ist bei den mehrkapseligen Entwicklungsstadien der Tripyleen aber nicht die Rede. Wenn sich diese Zustände auch über das Niveau derjenigen Fälle erheben, wo eine Vermehrung der Kerne allein stattgefunden hat, wenn auch die Centralkapsel im Vergleich zum Kern ein Gebilde höherer Differenzierung darstellt, zu einer, wenn auch noch so untergeordneten Selbständigkeit bringen die Teilprodukte es nicht, solange sie miteinander vereinigt sind. Es fehlen ihnen vor allen Dingen die gesonderten extracapsularen Bestandteile. und da äußerlich das Muttertier im wesentlichen erhalten bleibt, so behält der Entwicklungszustand trotz der Vermehrung der Centralkapseln doch den Habitus des Individuums. Unter diesen Umständen kann man bei *Aulacantha* und ähnlichen Formen denn auch nicht eigentlich von Koloniebildung reden wie bei anderen Radiolarienformen, den Sphärozoëen, bei denen die Individualität der in eine

gemeinsame Gallerte eingebetteten Einzeltiere in ihrer Organisation erhalten bleibt und sich dort, wo geschlossene Skeletbildungen bestehen, auch auf diese erstreckt.

Es wäre somit meines Erachtens verfehlt, wie HAECKER es beispielsweise (1904, p. 152) tut, *Aulospathis* und andere Aulacanthiden als „koloniebildende Tripyleen“ zu bezeichnen und ich möchte daher vorschlagen, in den oben erwähnten Fällen den Ausdruck „Kolonie“ durch die Bezeichnung „polycystiner Zustand“ zu ersetzen.

Anders allerdings würden die Dinge bei gewissen Tuscaroriden liegen, falls sich V. HAECKER's Angaben (1904) bestätigen. Hier soll es tatsächlich zu einer kolonialen Vereinigung mehrerer vollständiger Individuen mit eigenem Extracapsularium und eigenem Gehäuse kommen, die miteinander durch eine von dem primären Skelet abweichend gestaltete gemeinsame Gitterschale verbunden sind. Die Einzeltiere werden auch in diesem Falle als durch Teilung entstandene Nachkommen eines gemeinsamen Muttertieres angesehen.

Eine zutreffende Deutung der Befunde seitens HAECKER's vorausgesetzt, würden wir es hier mit richtiger Koloniebildung zu tun haben. Ich selbst habe mir leider an dem kleinen Tuscaroridenmaterial der Plankton-Expedition kein eigenes Urteil in dieser Beziehung bilden können.

Ehe ich die Erscheinungen bei wiederholten Teilungen verlasse, muß ich hier auch noch auf das gegenseitige Lageverhältnis der einzelnen Teilungsebenen eingehen. Einen guten Anhalt für die Untersuchung dieses Gegenstandes liefern uns die Nebenöffnungen.

Am einfachsten liegen die Dinge dort, wo es sich nicht um die reguläre Mitose oder Amitose handelt, also beispielsweise bei der unter Kernfurchung sich vollziehenden Zweiteilung. Hier steht die Teilungsebene stets senkrecht zur Ebene der Kapselöffnungen (Frontalebene) und geht mitten zwischen den Parapylen hindurch. Die beiden neuen Nebenöffnungen entstehen erst nach der Trennung der Tochterkapseln, und zwar auf der Trennungsfläche. In diesem Falle würde die zweite Teilungsebene — vorausgesetzt, daß sich an den Tochterkapseln der gleiche Prozeß wie bei der Mutterkapsel wiederholen würde — also parallel zur ersten Teilungsebene orientiert sein.

Ganz entsprechende Verhältnisse wurden für die Zweiteilung festgestellt, die unter Bildung der Manschettenform des Kernes verläuft. Auch bei dieser Form der Fortpflanzung geht die Trennungs-

ebene der Tochterkapseln mitten zwischen den Nebenöffnungen hindurch, steht mithin hier ebenfalls senkrecht zur Frontalebene. Im Falle einer Wiederholung desselben Vorganges an den Tochterkapseln würde. ebenso wie in dem vorerwähnten Falle, die Lage der aufeinanderfolgenden Teilungsebenen parallel ausfallen.

Wesentlich anders sind jedoch die Lagebeziehungen der Teilungsebenen zueinander wie auch gleichzeitig zur Ebene der Kapselöffnungen, bei der unter mitotischer und amitotischer Kernvermehrung sich vollziehenden Zweiteilung. Wie wir gesehen haben, bestehen bei diesen beiden Fortpflanzungsarten untereinander insofern übereinstimmende Verhältnisse, als die Ebene der drei primären Kapselöffnungen und die Teilungsebene der Centralkapsel sich in beiden Fällen unter einem schiefen Winkel schneiden. Auch herrscht darin Übereinstimmung, daß die jungen Nebenöffnungen der Tochterkapseln, die hier wie dort schon vor der Trennung der Kapselhälften erscheinen, in einer dem oralen Pole der Centralkapsel mehr genäherten Ebene angelegt werden und daß sie kreuzweise zu den primären Parapylen orientiert sind. So fällt denn die Teilungsebene der Mutterkapsel zwischen die beiden Parapylenpaare der Tochterkapseln, deren jedes aus einer primären und einer neu gebildeten Nebenöffnung besteht. Bei der nächsten unter mitotischer oder amitotischer Kernverdoppelung erfolgenden Halbierung könnte die Teilungsebene keineswegs wie in den vorerwähnten Fällen parallel zur voraufgehenden gerichtet sein, denn sie muß jederseits zwischen der primären und der sekundären Parapyle hindurchgehen. Da sich außerdem an den Tochterkapseln wiederum Teilungs- und Frontalebene unter schiefem Winkel schneiden, so könnte man vielleicht zu dem Schluß kommen, daß eine rechtwinklige Kreuzung für die Ebenen der aufeinander folgenden Teilungen resultiere. Aber diese Anschauung würde nicht den bestehenden Verhältnissen entsprechen, denn in Wirklichkeit liegen die Dinge komplizierter, als hier vorausgesetzt wurde.

Bei den Darstellungen wurde nämlich ein wichtiger Faktor zunächst außer Acht gelassen, nämlich die Achsendrehung beider Tochterkapseln. Schon im ersten Teil meiner Arbeit (S. 257) sprach ich davon, daß im Anschluß an die Trennung der beiden jungen Centralkapseln, die ich mir dabei nebeneinanderliegend vorstellte, eine Verschiebung der Astropylen gegeneinander bemerkbar sei, „so daß bei der einen die Hauptöffnung mehr nach vorn, bei der anderen mehr nach hinten gerichtet erscheint“. Offenbar handelt es sich bei dieser Tatsache aber nicht nur um eine einfache Drehung der

ganzen Centralkapseln in entgegengesetztem Sinne, sondern um eine Verlagerung der Öffnungen selbst. Eine solche erscheint sogar als ein notwendiges Erfordernis. Wir brauchen uns nur zu vergegenwärtigen, daß die jungen Parapylen näher dem oralen Pole als die primären Nebenöffnungen zur Anlage kommen, um unter gleichzeitiger Berücksichtigung der kreuzweisen Anordnung der betreffenden Gebilde die erwähnte Verschiebung der Astropylen in entgegengesetzten Richtungen als Voraussetzung für die Wiederherstellung des charakteristischen Lageverhältnisses der Öffnungen zueinander zu erkennen. Mit der Abrundung der Tochterkapseln kommen dann die Parapylen, die zunächst eine mehr seitliche Lage haben, zusammen mit der Hauptöffnung auf einem größten Umfange zu liegen.

Die Frontalebenen der Tochterkapseln sind also nicht nur im Winkel gegeneinander geneigt (vgl. Teil I, Textfig. Y, S. 239), sondern sie zeigen auch, wie aus der Anlage der neuen Parapylen hervorgeht, schon während des Verlaufes der Teilung eine gekreuzte Lage. Ziehen wir nun noch in Betracht, daß die Teilungsebene an den Tochterkapseln die Frontalebene wiederum schiefwinklig schneidet, so ergeben sich daraus derartig irreguläre Lageverhältnisse für die Ebenen der aufeinander folgenden Teilungen, daß eine klare Vorstellung sich nur noch durch eine Wiedergabe im Modell erreichen läßt.

Zum Schluß habe ich noch zu erwähnen, daß es unter den Tripyleen eine Anzahl von Formen gibt, die im voll entwickelten Zustande regelmäßig zwei Centralkapseln besitzen. Zuerst fiel mir diese Erscheinung bei der Bearbeitung der Tuscaroriden der Plankton-Expedition (1905) auf und ich wies dabei auf eine Bemerkung V. Haecker's (1904, p. 155) hin, die ähnliche Zustände bei den Tuscaroriden der „Valdivia" annehmen ließ. Die damals vorliegenden Funde, besonders auch die von Haecker gegebene Beschreibung eines Exemplars mit vier Centralkapseln und einem scheinbar in Halbierung begriffenen Skelet, legten den Gedanken nahe, daß bei den Tuscaroriden eine Teilung des Körpers überhaupt erst stattfindet, nachdem ein Stadium mit vier Centralkapseln erreicht ist. Im Hinblick auf die Kernverhältnisse, wie sie bei *Amoeba binucleata* Gruber und nach Elpatiewsky (1907) ähnlich auch bei *Arcella vulgaris* Ehrbg. bestehen, war diese Möglichkeit wohl ins Auge zu fassen.

Aber nicht nur bei den Tuscaroriden, auch in anderen Tripyleenfamilien ließ sich das Vorkommen von normalerweise zweikapseligen oder, wie Haecker sich ausdrückt, „dicystinen" Species feststellen. so fanden sich solche Arten unter den Aulacanthiden und ebenso

sollen die Astracanthiden diese Eigentümlichkeit zeigen. Weiter noch scheinen auch gewisse skeletlose Tripyleenformen der Haeckel'schen Familie der Phäodiniden hierher zu gehören. Mir sind derartige mit zwei Centralkapseln ausgerüstete Organismen aus den quantitativen Fängen Pl. 19, 20 und 72 der Plankton-Expedition (Labradorstrom und Guineastrom) bekannt geworden. V. Haecker (1907 a, p. 152) fand ähnliche Tierchen an Sation 170 der „Valdivia" im südlichen Indik. Entsprechend einer schon früher von mir (1891) geäußerten Ansicht, daß nicht nur solche nackten, sondern ebenso gewisse andere mit einer Hülle aus kieseligen Fremdkörpern versehene Formen Entwicklungszustände von skeletführenden Tripyleenarten darstellen möchten, betont auch Haecker für den von ihm unter dem Namen *Phaeocolla valdivae* aufgeführten Organismus die Möglichkeit, daß es sich dabei nur um „die nackte Jugendform einer dicystinen Aulacanthidenart" handelt.

Auf welchem Wege im Verlaufe der individuellen Entwicklung die Dicystinie zuerst zustande kommt, darüber wissen wir noch nichts Bestimmtes. Es ist aber wohl anzunehmen, daß die jüngsten aus Gameten hervorgegangenen Entwicklungsstadien auch bei dicystinen Formen zunächst nur einen Kern, resp. eine Centralkapsel besitzen und daß das Vorhandensein zweier Kapseln die Folge einer voraufgegangenen, vielleicht schon sehr frühzeitig auftretenden Teilung ist. Bei den voll ausgebildeten Tieren verlaufen die Teilungsvorgänge dann an beiden Centralkapseln synchron und die Halbierung des Körpers erfolgt erst, nachdem statt der ursprünglichen zwei, vier Centralkapseln vorhanden sind, so daß also nach der Trennung der Tochtertiere bei beiden der dicystine Zustand wieder zutage tritt.

Nach einer Notiz Haeckel's (1887) zu urteilen, gibt es vielleicht sogar nicht nur zwei- sondern auch vierkapselige Tripyleenarten. Die vom „Challenger" heimgebrachten, als Catinuliden bezeichneten Formen besaßen nämlich Haeckel's Bericht zufolge (l. c. p. 1548 u. 1550, Taf. 117, Fig. 8) soweit sie vollständig erhalten waren, sämtlich vier gleiche Centralkapseln. Da aber weder in der Ausbeute der Plankton-Expedition, noch auch augenscheinlich im Material der „Valdivia" derartige Organismen vorgefunden wurden, so lassen sich in dieser Frage zurzeit keine bestimmteren Angaben machen.

J. Schlussausführungen.

Wie wir gesehen haben, zeichnen sich die Fortpflanzungsverhältnisse bei *Aulacantha* durch eine ganz besondere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen aus. Nicht weniger als fünf Arten der Vermehrung wurden festgestellt, die alle durch das Verhalten des Kernes deutlich voneinander unterschieden sind. Dabei besteht ein Generationswechsel, ein Alternieren ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzungsvorgänge.

Die vegetativen Prozesse der einfachen Teilung verlaufen unter einem vierfachen Bilde:

1. unter mitotischer Kernvermehrung,
2. unter den Erscheinungen der Kernfurchung,
3. unter Bildung der Manschettenform des Kernes,
4. unter direkter Teilung des Kernes.

Hierzu kommen die Vorgänge der reproduktiven Fortpflanzung, wie sie uns in der Gametenbildung entgegentritt und die zur Entstehung geschlechtlich differenzierter Schwärmsporen führt. Also:

5. Fortpflanzung durch Gameten, Bildung von Macro- und Microgameten. Die Entstehung der Gametenkerne vollzieht sich teils unter direkten Teilungserscheinungen, teils auf dem Wege primitiver Mitosen.

Ziehen wir zum Vergleich die Beobachtungen bei anderen großen monozoen Radiolarienformen heran, so sehen wir, daß auch bei *Thalassicolla* Fortpflanzung einerseits durch einfache Teilung, andererseits durch Gametenbildung festgestellt worden ist. Aber, wenngleich die reproduktiven Vorgänge hier durch die Ausbildung von Aniso- und Isogameten noch weiter spezialisiert erscheinen als bei *Aulacantha*, so wissen die bisherigen Beobachter doch nichts von derartig mannigfaltigen Vorgängen bei der im vegetativen Zustande stattfindenden Zweiteilung zu berichten, wie sie bei unserem Objekt angetroffen werden. Außerdem treten uns bei den Fortpflanzungserscheinungen von *Aulacantha* noch eine Reihe spezieller Eigentümlichkeiten entgegen, die es erwünscht erscheinen lassen, auf den einen und anderen Punkt noch einmal hier zurückzukommen. Es wird sich dabei Gelegenheit bieten, auch auf gewisse Fragen allgemeinerer Natur einzugehen.

Zunächst ist es die Chromosomenfrage, die in mehrfacher Beziehung unser Interesse in Anspruch nimmt. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit bietet sich in der doppelten Längsspaltung der Kernsegmente bei rein vegetativen Teilungsprozessen von *Aulacantha* dar. Ich habe diese Erscheinung, die in ihrer Bedeutung für den Organismus nicht leicht verständlich ist, schon im ersten Teil der vorliegenden Arbeit ausführlich genug besprochen, um mir hier ein abermaliges näheres Eingehen auf den Gegenstand versagen zu dürfen. Ich muß diesen Punkt aber im Hinblick auf die neueren Untersuchungen an anderen Tripyleenformen doch wenigstens ganz kurz noch einmal berühren.

Bezüglich der Gestalt der Chromosomen möchte ich hier noch bemerken, daß dieselben bei *Aulacantha* meist deutlich bandartig abgeflacht sind und daß sie durch das Vorhandensein eines feinen helleren Längsstriches, der mit einer Verdünnung des Bandes in der Mittellinie zusammenhängt, leicht eine beginnende Spaltung vortäuschen können, selbst wo eine solche sicherlich nicht bevorsteht. Besonders ausgesprochen fand ich den zweiteiligen Bau der Kernsegmente z. B. auch einige Male bei Stadien der Manschettenform des Kernes, also bei Zuständen, in deren weiterer Entwicklung bestimmt keine Teilung der Chromosomen stattfindet. Allerdings tritt die erwähnte Eigenschaft nicht immer mit derselben Schärfe hervor.

Den gleichen zweiteiligen Bau weisen, wie aus meinen früheren Angaben (Teil I, S. 221 u. 222) hervorgeht, auch die Tochterfäden gleich nach der ersten Längsteilung auf. Hier steht eine abermalige Halbierung in Aussicht, doch bleiben ihre Hälften, „die Enkelfäden, noch auf längere Zeit miteinander vereinigt“. Die zweite Längsspaltung vollzieht sich, wie ich das seinerzeit (Teil I, S. 244) ausführte, dann in der Äquatorialplatte oder, wenn dies nicht der Fall ist, trennen sich die Enkelfäden „sicher zu Beginn des Tochterplattenstadiums“. Diese Dinge sind auch aus den gegebenen Abbildungen ersichtlich.

Es ist nun von Interesse, zu erfahren, daß auch bei anderen Tripyleen ganz ähnliche Verhältnisse bestehen.

So berichtet V. Haecker (1907 c, p. 102, Anm. 1 und p. 108, Fig. 1a auf p. 6), daß er bei *Castanidium variabile* Borgert an den Tochterchromosomen im Stadium der Tochterplatten deutliche Anzeichen einer zweiten Längsspaltung beobachtet habe und W. J. Schmidt konnte bei *Castanidium moseleyi* Haeckel die beginnende Spaltung schon zur Zeit der Äquatorialplatte konstatieren.

Allerdings stehen die Tripyleen in dieser Beziehung nicht vereinzelt da, auch bei anderen Objekten (vgl. hierzu V. HAECKER 1907 c, p. 108) wurde in den Meta- und Anaphasenstadien bereits wieder eine neue Längsspaltung der Chromosomen festgestellt.

Bei meinen Untersuchungen an *Aulacantha* habe ich mich auch bemüht, die Menge der Chromosomen zu ermitteln. Ich kam (vgl. Teil I, S. 241) zu dem Resultat, daß „die Zahl 1000 auf jeden Fall noch bedeutend zu niedrig gegriffen sein dürfte“. V. HAECKER hat sich ebenfalls der Arbeit unterzogen, bei *Castanidium variabile* eine, wie er sagt, sogar „sehr genaue Zählung“ der Tochterchromosomen im Tochterplattenstadium vorzunehmen. Nach seiner Angabe (1906 b, p. 62) beträgt die Zahl hier „mindestens 1500 und dürfte 1600 nicht überschreiten“. Nach meinen Erfahrungen an *Aulacantha* möchte ich dieser Zählung jedoch einiges Bedenken entgegenbringen. Ich habe schon früher auf die im Objekte selbst begründete Schwierigkeit einer überhaupt nur einigermaßen exakten Feststellung der Chromosomenzahl hingewiesen. Außerdem ist jedoch noch in Betracht zu ziehen, daß die Anwendung der Schnittmethode, ohne die jede genauere Untersuchung unmöglich wäre, gerade die Ermittlung der Anzahl der Kernsegmente im höchsten Maße erschwert.

Es kommt aber auch noch etwas anderes hinzu: ich kann nach meinen Beobachtungen gar nicht einmal annehmen, daß die Menge der Chromosomen bei *Aulacantha* immer die gleiche ist. Besonders war es das Studium des Zustandes der Äquatorialplatte, das mir die Überzeugung beibrachte, daß die Zahl der Kernsegmente eine durchaus wechselnde sei. Ich habe auf das verschiedene Aussehen der Äquatorialplatte, die bald als dünne, bald als dicke Scheibe erscheint und die im einen Falle im Querschnitt locker und durchsichtig ist, während sie im anderen Falle bei gleicher Schnittstärke ein dichtes Gefüge aufweist, bereits im ersten Teil der Arbeit (S. 228 u. 229) hingewiesen. Der Gegenstand zwingt mich jedoch, noch einen Augenblick bei dem Punkte zu verweilen.[1])

Wir haben gesehen, daß bei der mitotischen Teilung des Kernes wohl die aus der ersten Spaltung hervorgegangenen Tochterchromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden, während dagegen die Teilungsprodukte der zweiten Spaltung, die Enkelfäden, beide auf

[1]) Daß auch sonst sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich individuelle, und gelegentlich sogar recht beträchtliche Schwankungen der Chromosomenzahl bei derselben Art vorkommen, zeigen die Angaben von v. WINIWARTER (1900), MONTGOMERY (1905), WILSON (1905), ZWEIGER (1906), STRASBURGER (1905), FARMER und SHOVE (1905) u. a. m. Citiert nach V. HAECKER (1907 c).

derselben Seite verbleiben. Diese zweite Spaltung, deren Bedeutung für den weiteren Verlauf des Entwicklungsganges schwer verständlich erscheint, führt dazu, daß bei den Tochtertieren die doppelte Anzahl von Kernsegmenten als bei dem mütterlichen Individuum zu finden ist.[1]) Nehmen wir an, daß auf die erste Mitose eine zweite folgt, so wird diese — das Fortbestehen der Chromosomeneinheiten vorausgesetzt — eine abermalige Verdoppelung der Anzahl der Kernsegmente zur Folge haben. Bei weiterer Wiederholung der gleichen Teilungsart würde also ein rapides Anwachsen der Chromosomenmenge stattfinden.

Gerade entgegengesetzt liegen die Dinge bei der direkten Kernteilung. Hier wird, da die ganze Masse des ruhenden Kernes einfach in zwei gleiche Portionen zerlegt wird, auch eine Halbierung der Zahl der Chromosomen eintreten müssen. In diesem Falle würde also die Aufeinanderfolge mehrerer Teilungen gleicher Art genau den entgegengesetzten Effekt wie bei der mitotischen Kernvermehrung haben, es würde mit jedem Teilungsakt für die beiden Tochterkerne eine weitere Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte der bei dem Muttertiere vorhandenen erfolgen.

Sind die Voraussetzungen richtig, so muß ein regelmäßiger Wechsel beider Kernteilungsarten die Chromosomenzahl auf einer konstanten Höhe erhalten.

Tatsächlich bereitet sich nun auch, wie weiter oben festgestellt wurde, in der Regel im sofortigen Anschluß an die direkte Halbierung der Kern bei *Aulacantha* zur nächsten auf mitotischem Wege erfolgenden Teilung vor. Durch die Verdoppelung der Chromsomenzahl bei der zweiten Teilung sehen wir die voraufgegangene Halbierung also wieder ausgeglichen.

Ob andererseits auf die mitotische meist wiederum eine amitotische Teilung der Tochterkerne folgt, ließ sich durch direkte Beobachtung nicht ermitteln, man müßte zu diesem Zweck in der Lage sein,

---

[1]) Die Annahme einer Verteilung der Spalthälften der einzelnen die Äquatorialplatte zusammensetzenden Chromosomen auf die beiden sich bildenden Tochterplatten läßt sich nach dem früher Gesagten nicht gut mit meinen Befunden in Einklang bringen, auch Haecker's Abbildung (vgl. 1907c; p. 6, Fig. 1a, die untere Kernplatte ganz rechts) scheint mir dagegen zu sprechen. Wir würden in diesem Falle außerdem zu der Auffassung kommen müssen, daß sich ein Austausch zwischen den Chromosomenhälften der beiden Seiten vollzieht, wobei von jedem Kernsegment eine Hälfte an ihrer Stelle verbleibt, während die andere hinüberwandert. Aber auch bei dieser von vornherein unwahrscheinlichen Voraussetzung würden die Zahlenverhältnisse unberührt bleiben und die Menge der Chromatinabschnitte in beiden Tochterkernen sowieso eine Verdoppelung erfahren.

nach erfolgter Mitose am selben Tiere die weitere Entwicklung zu verfolgen.

Ebenso wie auf die amitotische Kernteilung nicht unter allen Umständen Mitose bei den Tochterkernen folgt, so dürfte auch umgekehrt der auf die Mitose folgende Teilungsakt nicht immer unter dem Bilde einer Amitose verlaufen, sondern es mag sich wie dort, so auch hier gelegentlich der gleiche Teilungsmodus wiederholen. Hierfür sprechen nicht nur die direkten Befunde, nämlich die schon erwähnte Tatsache, daß zuzeiten ein deutliches Überwiegen einer bestimmten Teilungsart beobachtet wurde, sondern es mag sich darin gleichzeitig auch eine Erklärung für das Schwanken der Chromosomenmengen bieten. Es läge eben die Annahme nicht ganz fern, daß bei den Individuen mit relativ niedriger Chromosomenzahl mehrere direkte Teilungen, bei dem Vorhandensein großer Mengen von Kernsegmenten dagegen wiederholte Mitosen stattgefunden hätten. So könnte man denn den Wechsel beider Teilungsarten vielleicht von dem Gesichtspunkte aus verstehen, daß hierdurch eine regulatorische Wirkung erzielt wird. Auch nach längeren oder kürzeren Perioden gleichartiger Teilungen wird sich durch das Einsetzen der entsprechenden anderen Kernvermehrungsart das gestörte Gleichgewicht der Chromosomenzahl wieder herstellen lassen.

Es besteht außerdem aber auch noch eine weitere Möglichkeit, daß nämlich die Fälle, in denen eine verhältnismäßig geringe Chromosomenzahl zu beobachten ist, nur zum Teil in der angegebenen Weise, d. h. durch amitotische Kernteilungen entstehen, daß die gleiche Erscheinung andererseits aber auch mit der Entwicklung der betreffenden Individuen aus Gameten im Zusammenhange stehen kann. Ich werde weiter unten noch einmal auf diesen Punkt zurückzukommen haben.

Weiterhin wäre auch noch zu erwägen, wie sich im Hinblick auf die hier berührte Frage die anderen beiden Teilungsarten verhalten.

Was zunächst die unter Kernfurchung vor sich gehende Zweiteilung betrifft, so sahen wir, daß in diesem Falle die Zerlegung des mütterlichen Kernes in die beiden Tochterkerne vor Ausbildung der Äquatorialplatte erfolgt und daß im Zusammenhange mit den übrigen Vereinfachungen des Teilungsvorganges auch nur eine einmalige Spaltung der Chromosomen stattfindet. Zwar waren die in Rede stehenden Fortpflanzungszustände viel zu selten, als daß ich die Zweiteilung unter Kernfurchung für einen der regulären Mitose oder Amitose biologisch gleichwertigen Fortpflanzungsmodus bei *Aula-*

cantha ansehen möchte, ja, ich habe weiter oben sogar von der Möglichkeit gesprochen, daß es sich hier nur um Vorgänge bei geschwächten Individuen, also, wenn man will, gewissermaßen um degenerative Erscheinungen handle. Andererseits ist aber auch darauf hinzuweisen, daß es gerade im vorliegenden Falle bei dem Teilungsprozesse auf eine Erhaltung der ursprünglichen Chromosomenzahl hinausläuft, was bei den anderen Teilungsarten nicht der Fall ist. Die Kernfurchung würde also in dieser Beziehung in der Mitte stehen zwischen der Amitose und der komplizierten Mitose, wie sie sich bei *Aulacantha* findet.

Anders liegen, wie gezeigt wurde, die Dinge bei der Zweiteilung unter Bildung der manschettenförmigen Kernzustände. In diesem Falle geht, soweit das Verhalten der Chromosomen in Frage kommt, die Entwicklung im wesentlichen den gleichen Gang wie bei der für *Aulacantha* charakteristischen Mitose, so daß wir auch hier mit einer Verdoppelung der Chromosomenzahl zu rechnen haben.

Die viel erörterte Frage nach der biologischen Bedeutung der direkten Kernteilung und ihren Beziehungen zur Mitose scheint sich durch die neueren Forschungen immer mehr in dem Sinne zu klären, daß Ziegler (1891) und vom Rath (1891, 1895) in ihrer Ansicht, die Amitose habe niemals Mitosen im Gefolge und führe zu Degeneration und Tod, zu weit gingen. Es wurde durch verschiedene Beobachtungen und Versuche direkt erwiesen, in anderen Fällen wahrscheinlich gemacht, daß mitotische Teilungen sehr wohl auf amitotische folgen können und daß die amitotische Kernteilung auch in Zellen vorkommen kann, die weit entfernt von Tod oder Degeneration sind. In dieser Beziehung sei auf die Experimente künstlicher Erzeugung amitotischer Teilungsvorgänge von Pfeffer (1899) und V. Haecker (1900) hingewiesen, sowie weiter auf die Untersuchungen von Patterson (1908) und besonders von Child (1907), welche die Häufigkeit amitotischer Kernteilung in der normalen Entwicklung verschiedenster Metazoenformen und auch das Vorkommen von Mitosen bei den Tochterkernen amitotisch geteilter Zellen dartun.

Was speziell die Protozoen betrifft, so bieten die Befunde hier am wenigsten eine Stütze für die Ansicht, daß die Amitose notwendig zum Untergang der Teilsprößlinge führe. Wir sehen bei den Fortpflanzungsvorgängen dieser Formen, wo der Kern doch nicht nur vegetative Funktionen zu erfüllen, sondern auch gleichzeitig die erblichen Eigenschaften auf die Nachkommen zu übertragen

hat, die direkte Kernteilung offenbar gleichberechtigt und vielfach im Wechsel mit der Mitose vorkommen. Das tritt uns wiederum sehr deutlich bei *Aulacantha* entgegen. Nicht nur bei den Vorgängen der einfachen vegetativen Zweiteilung, sondern ebensowohl bei der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Bildung von Gameten erscheinen alternierend Prozesse der direkten und der indirekten Kernvermehrung. Es gilt in diesem Falle sogar als Regel, daß bei der unter Amitose erfolgenden Zweiteilung gleich im Anschluß an die Halbierung des Kernes die Tochterkerne in die Vorbereitung zur Mitose eintreten und, wie gezeigt wurde, folgen bei der Gametenbildung auf die direkten Teilungsprozesse der Disintegration sowohl mitotische wie amitotische Vorgänge einfacher Teilung.

Offenbar stellt die mit direkter Kernvermehrung einhergehende Zweiteilung einen besonders schnell verlaufenden Fortpflanzungsmodus dar, dessen Eintreten und hin und wieder auch wohl periodenweises Erscheinen durch innere wie auch gelegentlich durch äußere Faktoren bedingt werden mag.

In dem Wechsel mitotischer und amitotischer Vorgänge bei der Zweiteilung mögen sich aber, wie schon weiter oben angedeutet wurde, regulatorische Prozesse darbieten, die einer zu starken Verringerung oder auch übermäßigen Vermehrung der Chromosomenmengen entgegenwirken. Dieser Ausgleich würde also nicht nur für die Amitose in Frage kommen, die unter solchen Umständen als ein zur Degeneration führender Vorgang erscheinen könnte, sondern er würde dieselbe Bedeutung auch für den mitotischen Teilungsmodus besitzen.

Einem ähnlichen Wechsel von Mitose und Amitose begegnen wir auch bei *Thalassicolla*. Über die bei der einfachen Zweiteilung am Kern sich vollziehenden Prozesse ist zwar zurzeit noch nichts Näheres bekannt, doch zeigte ich, daß im Verlaufe der Gametenbildung mitosenartige Vorgänge auf die direkten multiplen Teilungserscheinungen, wie sie sich bei dem Zerfall des primären Kernes abspielen, folgen.

Von sonstigen einschlägigen Befunden seien hier nur einige auf Rhizopoden bezügliche Angaben erwähnt, so erinnere ich beispielsweise an die Beobachtung Schaudinn's (1896, p. 123), der bei *Amoeba crystalligera* Gruber, 28 Generationen züchtete, und immer nur direkte Kernteilung antraf. Was das Folgen mitotischer Teilungen auf amitotische betrifft, so sei auch auf die Untersuchungen des eben genannten Forschers (1896) an einkernigen Heliozoen (*Acanthocystis*) hingewiesen. Schaudinn sah hier häufig die mittels direkter Kern-

teilung vor sich gehende Knospenbildung durch die unter Mitose sich vollziehende Zweiteilung des Tieres unterbrochen. Ein anderes Beispiel, das in dem Wechsel der beiden Kernteilungsarten ein Gegenstück zu den Erscheinungen bei *Aulacantha* und *Thalassicolla* bildet, liefern die Foraminiferen [1]) und ebenso die Mycetozoen.[2]) In beiden Fällen bieten die letzten Kernteilungen bei der Schwärmerentwicklung das Bild der Mitose, während die voraufgehenden Teilungen auf direktem Wege erfolgen.

Ich komme jetzt zu den bei der Gametenbildung von *Aulacantha* sich abspielenden Vorgängen und zu der Frage, ob auch bei diesem Objekt **Reduktionsteilungen** vorkommen. Bei Protozoen sind derartige Teilungen in neuerer Zeit verschiedentlich festgestellt worden. so treten nach Schaudinn (1904) solche Prozesse bei den Reifungserscheinungen der Gametenkerne von *Trypanosoma noctuae* und *Spirochaete ziemanni* auf. Ebenso berichtet uns auch Prowazek (1904 und 1905) über Beobachtungen an *Herpetomonas*, *Trypanosoma lewisi* und *Trypanosoma brucei*, ferner Prandtl (1905) über Befunde bei dem Infusor *Didinium*, die mit Reduktionsvorgängen in Beziehung gebracht werden konnten.

Bei Radiolarien speziell meint V. Haecker (1907b und 1907c) die Auflösung des generativen Kernes von *Oroscena* in die die Chromosomenanlagen darstellenden „Einzelknäuel“ als eine „Reduktion in großem Stile“ auffassen und „in derartigen die Sporenbildung eröffnenden Disintegrationsvorgängen die letzte phylogenetische Wurzel der Reduktionsteilungen überhaupt“ sehen zu sollen. Beobachtungen. die auf Reduktionsprozesse bei den durch Auflösung des Primärkernes entstandenen Kleinkernen hingedeutet hätten, wurden nicht gemacht.

Wie ich weiter oben gezeigt habe, bestehen bei *Aulacantha* hinsichtlich der Disintegrationsvorgänge in mancher Beziehung ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Oroscena*. Bei der genannten Tripyleenform liegen die Erscheinungen noch unzweideutiger zutage als bei der von Haecker untersuchten Collide insofern, als sich der Zerfall des Primärkernes bei *Aulacantha* deutlich unter dem Bilde einer **direkten Auflösung desselben in die einzelnen Chromosomen** vollzieht. So entsteht denn zunächst eine der Zahl der Kernsegmente entsprechende Menge von Gametenmutterkernen. Für jeden

---

[1]) Vgl. Schaudinn (1895 und 1903), Rhumbler (1901), Winter (1907).

[2]) Vgl. Lister, citiert nach Moore (1893, p. 152).

dieser Kleinkerne bildet eine einzige Chromatinschleife, die das für die Chromosomen von *Aulacantha* charakteristische bandförmige Aussehen hat und die die Andeutung eines Längsspaltes erkennen läßt, die Grundlage. Wir finden in dem Hauptkern mithin gewissermaßen schon die Einzelkerne in Gestalt der Chromosomen präformiert. Die Erscheinungen, wie sie bei *Oroscena* und *Aulacantha* zu beobachten sind, erinnern auch an die nach CALKINS (1907) bei *Amoeba proteus* bestehenden Verhältnisse. Bei dieser Form sollen die sekundären oder Gametenkerne direkt im Innern der Primärkerne gebildet werden und voll entwickelt aus diesen heraustreten.

Die Disintegration des Primärkernes von *Aulacantha* zeigt noch klarer als der entsprechende Prozeß bei *Oroscena*, wo zunächst eine Teilung des Geschlechtskernes in vier Tochterkerne und sodann erst eine Auflösung der letzteren in ihre Einzelknäuel erfolgen soll, jenen Vorgang, den HAECKER deswegen als Reduktion auffaßt, weil es sich auch hier um „das Auseinanderweichen von Chromosomen ohne vorhergegangene Längsspaltung“ handelt.

Es erscheint mir jedoch fraglich, ob HAECKER mit dieser Deutung das Richtige trifft. Allerdings kann ich für die Annahme, daß bei *Aulacantha* eine Reduktion an den Kleinkernen im Verlaufe ihrer Teilungen sich vollzieht, was ich auf Grund anderer Beobachtungen für wahrscheinlich halten möchte, keine sicheren Belege beibringen, ja, gewisse Befunde weisen sogar scheinbar in direkt entgegengesetzter Richtung, indem die ganze Entwicklung zunächst auf eine Vermehrung der Chromosomenzahl abzielt. Diese erfolgt offenbar im Knäuelstadium durch Querteilung des Chromatinfadens, nicht durch Spaltungen in der Längsrichtung.[1]) Weiterhin traf ich dann auch immer die gleichen Mengen von Kernsegmenten an. Zwar verlaufen die mitosenähnlichen Teilungen der Kleinkerne gleichfalls ohne daß an den Chromatinfäden eine Längsspaltung sichtbar würde, doch hat der Prozeß keine Reduktion der Chromosomenzahl im Gefolge, letztere bleibt vielmehr dadurch dieselbe, daß in ähnlicher Weise, wie die Untersuchungen LAUTERBORN's (1895) dies für *Ceratium hirundinella* O. F. M. erwiesen haben, eine Querteilung der Fadenabschnitte im Äquator der Spindel erfolgt.

[1]) Eine Trennung der Spalthälften der Chromosomenschleife habe ich auch nie direkt beobachten können, vielleicht kommt sie überhaupt nicht zur Ausführung: der Faden war späterhin immer einfach. Es muß auch unentschieden gelassen werden, ob es sich um ein einzelnes bandförmiges Chromosom, oder möglicherweise um zwei vereinigte Enkelchromosomen, also ein Paar von Teilprodukten der zweiten Längsspaltung handelt.



Ich zählte in verschiedenen Stadien der Disintegration des Primärkernes in den Teilungsfiguren der Kleinkerne immer zehn bis zwölf Chromosomen, in keinem Fall aber nur die Hälfte, bzw. das Doppelte dieser Zahl. In ganz ähnlicher Weise wie bei *Aulacantha* verlaufen auch die Teilungsvorgänge während der Gametenbildung anderer Radiolarienformen, so boten sich völlig entsprechende Bilder in den vergleichbaren Entwicklungsstadien bei Caementelliden (vgl. Taf. XVII, Fig. 63) und außerdem auch bei Colliden (vgl. Taf. XVII, Fig. 68).

Es bleibt bei *Aulacantha* allerdings noch die Möglichkeit bestehen, daß die Auflösung der Kleinkerne in minimale Chromatinpartikelchen und die Neubildung von Kernen aus diesen mit Reduktionsprozessen verbunden ist, oder daß ganz zum Schluß des Entwicklungsganges, ehe die Schwärmer frei werden, sich an den Kernen noch reguläre Reduktionsteilungen vollziehen.[1] Die glückliche Auffindung eines einzigen Zwischenstadiums könnte diese Frage klären, für deren sichere Entscheidung das mir vorliegende Material keine Handhabe darbot.

Im Grunde genommen würde allerdings eine noch weitere Verringerung der Chromosomenmenge den vorauszusetzenden späteren Vorgängen entgegenwirken, denn die für den Kern des erwachsenen Tieres festgestellte hohe Chromosomenzahl zeigt uns deutlich, daß während der Entwicklung der auf dem Wege der Gametenbildung erzeugten jungen *Aulacantha* eine s t a r k e V e r m e h r u n g der Kernsegmente stattfinden muß. Ich halte es auch nicht für ausgeschlossen, daß es sich bei den Individuen mit relativ geringer Chromosomenzahl um Tiere handelt, die aus Gameten entstanden sind und noch nicht die volle Menge von Kernsegmenten erreicht haben.

Endlich habe ich auch noch auf die E r s c h e i n u n g e n d e s K e r n d u a l i s m u s einzugehen. Die Frage, ob bei den Radiolarien, speziell den Tripyleen, ein Kerndualismus in irgendeiner Form bestehe, ist durchaus berechtigt, nachdem derartige Verhältnisse bei einer ganzen Zahl anderer Protozoenformen nachgewiesen worden sind.

Nach Haecker (1907 b) soll die Halbierung des Primärkernes bei *Oroscena* nicht als einfacher vegetativer Teilungsprozeß anzu-

[1] Daß wir in dem Auftreten einer Art von Restkörper, wie er bei *Aulacantha*, und ähnlich auch bei *Thalassicolla* zur Ausschaltung gewisser Teile des primären Kernes von der Schwärmerbildung dient, einen Vorgang vor uns haben, der mit der eigentlichen Reduktion nichts zu tun hat, hob ich schon hervor. Bezüglich der Bedeutung dieser Erscheinung verweise ich auf das an anderer Stelle Gesagte.

sehen sein, sondern einen zur Differenzierung eines vegetativen oder Dauerkernes und eines Geschlechtskernes führenden Vorgang darstellen. HAECKER erinnert dabei u. a. an den Kerndualismus der ciliaten Infusorien mit ihrem Macro- und Micronucleus.

Wenngleich für *Thalassicolla* und *Thalassophysa* Beobachtungen vorliegen, die das Vorkommen einfacher Zweiteilung des vegetativen Individuums erweisen, so ist doch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß das Vorhandensein einer festen Gitterschale bei den Oroscenen auch andere Fortpflanzungsverhältnisse als bei den erwähnten skeletlosen Colliden bedingen mag.

Bei den Tripyleen bietet das Skelet nun nirgend ein Hindernis für eine einfache Teilung des Tieres. Entweder setzt es sich aus einzelnen Stücken zusammen, so daß seiner Zerlegung in zwei für die beiden Tochterindividuen bestimmte Hälften keinerlei Schwierigkeiten entgegenstehen, oder, wo ein festes Gehäuse entwickelt ist, besitzt dieses bald eine besondere Mündung, aus der der Weichkörper hervortreten kann, bald besteht die Schale aus einem derartig weitmaschigen Gitterwerk von dünnen Kieselstäben, daß die geteilte Centralkapsel samt den extracapsularen Körperbestandteilen mit Leichtigkeit nach außen gelangen kann.

V. HAECKER neigt jedoch offenbar der Ansicht zu, daß in gewisser Beziehung bei den Tripyleen ähnliche Erscheinungen der Fortpflanzung vorliegen, wie sie nach seinen Untersuchungen bei *Oroscena* bestehen sollen. Auch HAECKER hat Stadien der Amitose sicherlich beobachtet, doch wird nirgend diese Art der Kernvermehrung von ihm erwähnt, bezw. mit einfachen Teilungsprozessen des Tieres in Beziehung gebracht. Dagegen hebt HAECKER (1907 b, p. 79) hervor, daß ihn die beiden durch Teilung entstandenen Kerne von *Oroscena* „durchaus an die ... Doppelkerne der Tripyleen erinnern".

Die direkte Beobachtung läßt aber, wie ich weiter oben zeigte, keinen Raum für die Annahme, daß es sich bei der Halbierung des *Aulacantha*-Kernes um etwas anderes, als um einen rein vegetativen Teilungsvorgang handeln könnte. Ebenso liegen die Dinge für die Castanelliden und entsprechende Verhältnisse werden auch wohl bei den übrigen Tripyleenformen bestehen, bei denen direkte Kernteilung nachgewiesen wurde.

Der berührte Gegenstand führt uns aber weiter zu der **Chromidienfrage**, die seit der kurzen Zeit ihres Bestehens doch bereits eine hohe Bedeutung für die Betrachtungsweise der gesamten Kernverhältnisse bei den Protozoen erlangt hat.

Allgemein gesprochen bezeichnen wir, seitdem R. HERTWIG

(1902) den Begriff der Chromidien in die Wissenschaft einführte, mit diesem Namen bekanntlich chromatische Massen, die, zum Kernapparat der Zelle gehörig und vom Chromatin des Kernes abstammend, außerhalb desselben im Zellplasma sich finden und gelegentlich, wenn der Kern oder die Kerne sich aufgelöst haben, allein an Stelle derselben vorhanden sein können.

Die Chromidien sind, wie die weiteren Untersuchungen gezeigt haben, jedoch nicht einheitlicher Natur. Während sie bei *Actinosphaerium* und ähnlich auch wohl bei Gregarinen in Beziehung zum Stoffwechsel stehen, liefern die Chromidialgebilde der Thalamophoren die Substanz für die Geschlechtskerne, wohingegen hier der Prinzipalkern vegetativer Natur ist. Diese Feststellungen machten es nötig, zwischen vegetativen und generativen Chromidien (Gametochromidien, Sporetien) zu unterscheiden.

Auch die Auflösung des Primärkernes der großen monozoen Radiolarien läßt sich, wenngleich bei diesen Formen in mancher Beziehung besondere Verhältnisse bestehen, als Chromidienbildung ansehen. Fassen wir von diesem Gesichtspunkt aus die Prozesse ins Auge, wie sie sich nach Haecker's Untersuchungen bei *Oroscena* abspielen, so treten hier Vorgänge in die Erscheinung, die zur Entstehung generativer Chromidien führen. Diese Chromidien nehmen ihren Ursprung durch Teilung des Primärkernes. Zunächst liegen sie in Gestalt eines gesonderten, abgerundeten Geschlechtskernes neben der vegetativen, als Dauerkern bezeichneten Hälfte. Späterhin teilt sich dann der Geschlechtskern wiederholt und zerfällt schließlich in einzelne Chromidien, in kleinere Massen, die sich als knäuelig strukturierte Kernchen durch das Protoplasma verteilen. Aus ihnen entstehen die Gametenkerne. Der vegetative Kern geht in diesem Falle jedoch nicht zugrunde, wie es sonst im allgemeinen die Regel ist, sondern er bleibt erhalten und bereitet sich während der Ausbildung der Gametenkerne bereits wieder zur Spaltung in eine vegetative und eine generative Hälfte vor.

Bei der Chromidienbildung von *Thalassicolla* fehlt eine derartig frühzeitige, durch eine einfache Teilung erfolgende Trennung physiologisch verschiedenwertiger Kernsubstanzen in gesonderte Massen. In dem primären Kern sind somatische und propagatorische Substanz miteinander gemischt. Bei der Isogametenbildung vermissen wir eine Sonderung differenter Bestandteile sogar gänzlich; im Gegenteil, vor der Auflösung des Kernes findet noch eine gründlichere Mischung, eine gleichmäßigere Verteilung des Chromatins durch den Kernraum statt, so daß der Kern jetzt „annähernd homogen“ wird.

Die durch die Zerklüftung des in zahllose Teilstückchen zerfallenden Primärkernes gebildeten Kleinkerne sind also substanziell dem ursprünglichen Kerne gleichwertig.

Anders liegen die Dinge jedoch bei der Entwicklung der Anisosporen. Hier treten Substanzteile des Kernes durch die Poren der Kernmembran in das umgebende Protoplasma über, zur Bildung generativer Chromidien. Ich erinnere dabei an die ähnlichen Vorgänge, wie sie sich nach GOLDSCHMIDT (1907) gelegentlich der Entwicklung der Gametocyten von *Mastigella vitrea* GOLDSCHMIDT abspielen.

GOLDSCHMIDT bezeichnet die zunächst in der Umgebung des Kernes erscheinende, vermutlich „durch die Kernmembran ausgeschwitzte“ Substanz als Nucleolarsubstanz, BRANDT spricht in seinem Falle bei *Thalassicolla* von Kernsaft. In beiden Fällen treten die eigentlichen chromatischen Bestandteile erst nachträglich aus dem Kerne aus. Ein Unterschied würde allerdings insofern bestehen, als die Nucleolarsubstanz bei *Mastigella* nach GOLDSCHMIDT nur die Grundsubstanz für die Chromatinmassen abgibt, während nach BRANDT bei *Thalassicolla*, wo zweierlei Gametenformen in demselben Individuum nebeneinander gebildet werden, aus beiden Substanzen Gametenkerne hervorgehen sollen. Der Kernsaft wird von BRANDT auf Grund des verschiedenen färberischen Verhaltens für den Aufbau einer Kernart, und zwar der Microgametenkerne, die dichteren Massen chromatischer Substanz, die später austreten, für die Bildung der anderen Kernart, nämlich der Macrogametenkerne, in Anspruch genommen.

Ob eine solche Differenzierung der Kernsubstanzen wirklich besteht, oder ob nicht vielleicht vorübergehende Unterschiede der Mischungs- und Konzentrationsverhältnisse die erwähnte Verschiedenheit der Färbung bedingen könnten, wage ich nicht zu entscheiden. Das für die ausgebildeten Gametenkerne angegebene ungleiche Verhalten hinsichtlich der Färbbarkeit würde sich jedenfalls zur Genüge aus der Verschiedenheit der Struktur, bzw. der Verteilung der chromatischen Substanzen erklären.

Wenn ich den Vergleich mit *Mastigella* zu Ende führen soll, so muß ich noch darauf hinweisen, daß bei dieser Form die Gametochromidien (Sporetien GOLDSCHMIDT) der Gametocyten zunächst entweder einen besonderen abgerundeten neben dem Primärkern gelegenen Körper bilden und damit dann ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie bei *Oroscena* vor der Auflösung des Geschlechtskernes angegeben werden, daß in anderen Fällen aber von Anfang an eine

mehr diffuse Verteilung der Gametochromidien zu beobachten ist, die dann an die Zustände von *Thalassicolla* erinnert.

Außerdem ist auch noch das Schicksal des Primärkernes zu berücksichtigen. Bei der Entwicklung der Macrogametocyten von *Mastigella* bleibt er im wesentlichen intakt bis zur Ausbildung der Schwärmer, während er bei der Entstehung der Microgameten schon früher degeneriert.[1]) Für *Thalassicolla* besteht bei der Anisosporenbildung ein ganz allmählicher Verfall des Primärkernes, der bereits mit dem Beginn des Austritts von Kernsubstanz in das umgebende Protoplasma seinen Anfang nimmt.

Es bleiben nunmehr noch die bei den Tripyleen bestehenden Vorgänge der Chromidienbildung zu besprechen.

Ich habe schon früher (Teil I, S. 237 u. 238) einmal erwähnt, daß bei gewissen vegetativen Teilungszuständen von *Aulacantha*, zu einer Zeit, da die Kernmembran aufgelöst ist und die Chromatinmassen frei im Endoplasma liegen, sich Teilchen des Chromatins von der Hauptmenge abtrennen, um in das Endoplasma hinüberzuwandern. Derartige Vorgänge habe ich außer bei der Mitose auch bei anderen Kernteilungsarten wiedergefunden (vgl. Taf. XI, Fig. 10 u. 11; Taf. XII, Fig. 19, 21, 22). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um die Entfernung überschüssigen oder verbrauchten Kernmaterials. Will man diese Art zugrunde gehender Kernsubstanzen nicht unter den von Mesnil geschaffenen Begriff der „Trophochromidien“ subsummieren, so könnte man sie vielleicht gut als „abortive Chromidien“ bezeichnen. Eine Scheidung zwischen derartigen unbrauchbar gewordenen Kernmaterialien und solchen, die Reservestoffe bilden oder sonstwie offensichtlich trophischen Aufgaben in der Zelle dienen, erscheint mir immerhin zweckmäßig.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht unterlassen, auf die bei den Tripyleen möglicherweise vorhandene Beziehung dieser degenerierenden Chromatinteile zur Bildung der als Phäodium bezeichneten, bald mehr grünlichen, bald mehr braun gefärbten extracapsularen Pigmentmassen hinzuweisen. Ich erinnere dabei an die Befunde R. Hertwig's bei *Actinosphaerium*, wo sich die Chromidien

---

[1]) Nebenbei sei hier erwähnt, daß bei der Bildung der Macrogameten von *Mastigina setosa* Goldschm., die in ähnlicher Weise wie bei *Mastigella* vor sich geht, der Primärkern sogar vollkommen unberührt bleibt und selbst nach der Entstehung der Gametenkerne noch zur Teilung schreiten kann. (Vgl. dazu auch die einschlägigen Beobachtungen von Prandtl (1907) an den Gametocyten von *Allogromia*.) Bei den Microgametocyten beginnt der Kern jedoch, mit der Gametenbildung zu degenerieren.

unter bräunlicher Verfärbung in Pigment umwandeln können. Auch PROWAZEK (1905a, p. 360) erwähnt diese Art von Bildungen, „die gewissermaßen Häutungs- und Excretprodukte des Kernes enthalten“. Schon im ersten Teil meiner Arbeit (S. 260 ff.) wies ich nach, daß das Phäodium, soweit es vom Tiere selbst erzeugt wird, also nicht von außen stammt, im Innern der Centralkapsel gebildet werde und offenbar im wesentlichen aus Endprodukten des Stoffwechsels bestehe. Auch die neueren Beobachtungen an anderen Formen bestätigen den intracapsularen Ursprung dieser Massen.[1])

Die Entwicklung der Gametenkerne aus dem Primärkern verläuft bei *Aulacantha* unter einem Bilde, das in mancher Beziehung an die Vorgänge bei der Anisogametenbildung von *Thalassicolla* erinnert. Auch bei *Aulacantha* trennen sich, sobald die vegetative Lebensperiode beendet ist, vom Primärkern Chromatinteilchen ab, die in das umgebende Endoplasma hinübertreten. Aus ihnen entwickeln sich, wie bei *Thalassicolla*, die Gametenkerne. Der Primärkern geht bei diesen Vorgängen allmählich zugrunde.

Eine Besonderheit der Gametochromidien von *Aulacantha*, die sie aber mit denen von *Oroscena* zu teilen scheinen, ist, daß sie gleichzeitig den Wert einzelner Chromosomen besitzen. Im Vergleich mit *Thalassicolla* kommt auch noch hinzu, daß bei *Aulacantha* immer nur eine Art von Gametenkernen in jedem Individuum entsteht und die gebildeten Kerne desselben Muttertieres infolgedessen untereinander gleich sind; auch treten nicht wie bei *Thalassicolla* (und *Mastigella*) die Kernsubstanzen gesondert aus dem Primärkern aus.

Aus den bisher angeführten Tatsachen ergibt sich für die Betrachtungsweise der Kernverhältnisse der erwähnten Radiolarienformen folgendes.

Bei *Oroscena* besitzt das junge Tier einen einzigen „gemischten“ Kern, der sowohl somatische wie propagatorische Bestandteile enthält und der am Ende des vegetativen Lebens durch Teilung in eine vegetative und eine generative Hälfte (Dauerkern und Geschlechtskern) zerfällt. Bei einem Vergleich mit den Kernverhältnissen der Infusorien würden wir den Macronucleus der letzteren mit dem Dauerkern, den Micronucleus mit dem Geschlechtskern von *Oroscena* in Parallele setzen müssen. Während die Doppelkernigkeit der meisten Infusorien aber einen der ganzen vegetativen Lebensperiode des Tieres zukommenden Zustand darstellt, tritt die Sonde-

[1]) Den Begriff des Phäodiums und der Phäodellen fasse ich viel enger als HAECKER. Daraus erklärt sich auch zum Teil die Verschiedenheit unserer Angaben über den Gegenstand.



rung der Kernsubstanzen bei *Oroscena* erst mit dem Beginn reproduktiver Erscheinungen auf und weiter entsteht bei *Oroscena*. nachdem der Geschlechtskern sich in einzelne Chromidien aufgelöst hat und aus ihnen die Kerne der Gameten hervorgegangen sind, aus dem rekonstruierten vegetativen Kern wiederum ein neuer Geschlechtskern, wohingegen bei den Infusorien umgekehrt durch Teilung des Geschlechtskernes, des Micronucleus, ein neuer vegetativer Kern, ein Macronucleus, gebildet wird. Der somatische Kern der Infusorien ist ein vergängliches Gebilde, er zerfällt am Ende des vegetativen Lebens, indem er sich in Chromidien auflöst, der vegetative Kern von *Oroscena* persistiert dagegen.

Für *Thalassicolla* und *Aulacantha* liegen die Dinge zunächst ähnlich wie bei *Oroscena*. Das vegetative Individuum besitzt auch hier nur einen „gemischten" Kern, aus dem aber zum Unterschiede von *Oroscena* mit dem Beginn der Gametenbildung die propagatorischen Substanzen successive in Form von generativen Chromidien in das umgebende Protoplasma austreten. Der Dualismus tritt uns hier in Gestalt der verteilten Geschlechtskernsubstanz und der zurückbleibenden vegetativen Kernmasse entgegen.

In diesem Falle überlebt nur die propagatorische Kernsubstanz in den Gameten; der dem Macronucleus der Infusorien entsprechende somatische Kernrest geht zugrunde.[1])

---

[1]) Zu den Radiolarien wird man, wie ich schon früher (1897) ausführte, auch wohl die merkwürdige *Sticholonche* zu stellen haben. Bei dieser Form kommen außerhalb der Centralkapsel mehr oder minder umfangreiche Anhäufungen von Kernen vor. Ich faßte diese Kernhaufen seinerzeit als Entwicklungsstadien eines die *Sticholonche* bewohnenden kleinen parasitären Organismus auf. Diese Annahme ist zweifellos naheliegend; es ist aber andererseits auch an die Möglichkeit zu denken, daß es sich in diesen Fällen um die Bildung generativer Chromidien handelt. Daß Teile der chromatischen Substanz des Kernes von *Sticholonche* in das umgebende Protoplasma austreten, wurde durch meine damaligen Beobachtungen bereits festgestellt. Es könnte nun sehr wohl sein, daß diese Chromatinteile weiterhin in das extracapsulare Protoplasma auswandern und hier zur Entstehung der Kernhaufen führen, ohne daß jedoch der primäre Kern zugrunde ginge. In diesem Falle würden die mit Kern- oder Bläschenhaufen versehenen Individuen Entwicklungsstadien der Schwärmerbildung der *Sticholonche* darstellen. Allerdings hätten wir dann bei dieser Form insofern besondere Verhältnisse vor uns, als die Bildung der Kernanlagen für die Schwärmer nicht im Innern der Centralkapsel, sondern außerhalb, im extracapsularen Protoplasma, erfolgt.

Wie in so vielen anderen Fällen, so ist auch hier die Entscheidung der Frage, ob es sich um Fortpflanzungszustände des Tieres selbst oder um die Entwicklung parasitärer Organismen handelt, nur durch eingehende, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen und streng kritische Bewertung der einzelnen Tatsachen möglich.

Für die parasitäre Natur der Kernhaufen könnte wohl der Umstand

Auch bei beschalten Rhizopoden (*Polystomella*, *Centropyxis*, *Chlamydophrys*) findet man nach den Untersuchungen SCHAUDINN's (1903) die reproduktiven Kernsubstanzen als Chromidien ausgebildet. Aber im Gegensatz zu den genannten Radiolarienformen sehen wir bei den letzterwähnten Rhizopoden die Geschlechtskernsubstanz schon während des vegetativen Lebens als gesonderte Masse auftreten. Der Prinzipalkern, der übrigens ebenfalls zeitweilig (*Polystomella*) die Konfiguration des Chromidiums annehmen kann, bildet hier als ausschließlicher Stoffwechselkern das somatische Gegenstück des reproduktiven Chromidiums; er besteht nur in der vegetativen Periode und degeneriert am Schluß derselben.

Mit SCHAUDINN halte ich es allerdings nicht für wahrscheinlich, daß die Kernsubstanzen, somatische und propagatorische, bei den Differenzierungsvorgängen immer vollkommen scharf voneinander gesondert werden, dergestalt, daß beispielsweise die generativen Chromidien nur aus propagatorischem Kernmaterial ohne jede Zutat somatischer Teile bestehen. Die Befunde GOLDSCHMIDT's (1907) bei *Mastigina*, wo bei ganz jungen, offenbar unmittelbar an die Zygote anschließenden Entwicklungsstadien bereits beide Arten von Kernsubstanz unterschieden werden konnten, indem schon jetzt eine Trennung des propagatorischen Materials von dem somatischen beobachtet wurde, weisen wohl auch darauf hin, daß die Gametenkerne bereits gewisse Mengen der letzteren Substanz mitbrachten.

Zu den eben besprochenen Erscheinungen der Doppelkernigkeit, wie sie sich in der Differenzierung eines vegetativen und eines generativen Kernes darbieten — wobei es ohne Bedeutung ist, ob es sich um zwei gesonderte eigentliche Zellkerne oder um ihr Bestehen in Chromidienform handelt — kommen weiter diejenigen Fälle, in denen der Kerndualismus in dem Vorhandensein eines Hauptkernes und eines kinetischen Kernes zum Ausdruck

sprechen, daß die Kerne in eine Plasmamasse eingebettet sind, die sich anders als das umgebende Plasma der *Sticholonche* färbt. Besteht die Annahme, daß hier wirklich Entwicklungszustände eines Parasiten vorliegen, zu Recht, so wäre noch die Frage nach den nächsten Verwandten dieser Form in Betracht zu ziehen. Ich möchte dabei auf die Ähnlichkeit meiner Bilder mit den von PROWAZEK (1907) in seiner Mitteilung über *Chlamydozoa* (p. 344, Fig. 3 ff.) dargestellten Entwicklungsstadien des Trachomerregers hinweisen, wobei allerdings bemerkt werden muß, daß es sich im letzteren Falle um wesentlich kleinere Gebilde handelt. Auch auf die von PRANDTL (1907) bearbeitete, in *Amoeba proteus* ihre Gameten bildende *Allogromia*, sowie auf den Parasiten, der nach DOFLEIN (1907) die Riesenkernbildung bei *Amoeba vespertilio* hervorruft, sei hingewiesen. Schon PROWAZEK macht auf die vielleicht bestehende Verwandtschaft dieser Formen mit den von ihm behandelten Microorganismen aufmerksam.

kommt, sei es nun, daß uns der letztere als Blepharoplast (Trypanosomen), als Nebenkörper (*Paramoeba*), als Nucleolocentrosoma (*Euglena, Oxyrrhis*), als Caryosom oder direkt als Centrosom entgegentritt.

Unter den Befunden an Radiolarien möchte ich an die Beobachtungen Brandt's (1905) bei *Thalassicolla* erinnern, wo bei der Anisosporenbildung im Kerninnern ein centrosomenartiges Gebilde sichtbar wird, das späterhin durch die Kernmembran in das umgebende Protoplasma nach außen tritt. Daß es sich in diesem Falle wirklich um ein kinetisches Centrum handelt, darauf deuten die Strahlungen, die im Umkreis des als Bläschen geschilderten Körperchens auftreten, und der Einfluß hin, den es auf die Lageverhältnisse der Chromatinteile im Kerne ausübt. Über die weiteren Schicksale der in Rede stehenden Bildung ist zurzeit noch nichts Näheres bekannt, doch sei darauf hingewiesen, daß ich auch bei den im weiteren Verlauf der Vorgänge entstehenden Kleinkernen centrosomenähnliche Körperchen erkennen konnte.

Bei *Aulacantha* fanden sich keine Anzeichen für das Vorhandensein eines zweiten neben dem Hauptkern bestehenden besonderen kinetischen Kernes. Abgesehen von den „stark färbbaren Körnchen", wie sie sich bei der Mitose den äußeren Enden der Chromosomen vorgelagert zeigen,[1]) würde sich die einzige hier zu berücksichtigende Erscheinung in dem Vorkommen centrosomenartiger Bildungen bei den durch Disintegration des Primärkernes entstandenen Kleinkernen und ihren Descendenten darbieten. Ich komme dabei auf das zurück, was ich schon weiter oben sagte, daß es sich nämlich im letzteren Falle ebenso wie bei den entsprechenden Entwicklungsstadien von *Thalassicolla* möglicherweise um Gebilde handelt, die in gewisser Hinsicht vergleichbar dem Blepharoplast, mit der Beweglichkeit der Zelle, der Ausbildung von Geißeln bei dem fertigen Schwärmer in Beziehung stehen.

Bei den Tripyleen würde nach dem Gesagten — vorausgesetzt daß eine Verallgemeinerung der Befunde an *Aulacantha* statthaft ist — auch zu gewissen Zeiten augenscheinlich ein Kerndualismus in der angedeuteten Richtung bestehen.[2]) Das unvermittelt er-

---

[1]) Vgl. Teil I, S. 247.

[2]) Die „Dicystinie" der Tripyleen kann in der den Kerndualismus betreffenden Frage natürlich weder für den einen noch für den anderen Fall herangezogen werden. Bezüglich dieser Erscheinung wurde weiter oben auf die Ähnlichkeit mit den bei *Amoeba binucleata* Gruber bestehenden Verhältnissen hingewiesen. Bei letzterer Form verhalten sich die beiden Kerne vollkommen gleich und man könnte deswegen auch an diesem Punkte wohl kaum einmal den phylogenetischen Ursprung einer

folgende Auftreten centrosomenartiger Bildungen könnte nicht sonderlich überraschen, seitdem wir durch SCHAUDINN's (1896) und R. HERTWIG's (1898) Untersuchungen, von der Entstehung des Centrosoms aus Substanzen des Kernes Kenntnis besitzen. Wenn wir bei *Thalassicolla* vielleicht annehmen können, daß sich das „Centrosom" des Primärkernes bis zu dem entsprechenden Gebilde der Gameten zurückverfolgen läßt, so wäre bei *Aulacantha* mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die bei der mitotischen Teilung und der Gametenbildung erscheinenden stark färbbaren Körperchen auch die gleichen, nur zeitweilig verschwindenden Gebilde sind.

Welche weitergehenden Schlüsse lassen sich nun aus den bis heute vorliegenden Beobachtungen ziehen und inwieweit dürften diese vor allen Dingen geeignet sein, unsere bisherige Auffassung von dem Bau des Radiolarienkörpers zu berichtigen oder zu ergänzen?

Offenbar führen uns die neueren Befunde zu der Anschauung, daß die großen monozoen Radiolarienformen nicht in gleiche Linie gestellt werden können mit der Mehrzahl der anderen einkernigen Protozoen.

Zunächst ist es schon die ungeheure Chromosomenzahl, die uns diese Formen in einem besonderen Lichte erscheinen läßt; weder bei irgend welchen Protisten, noch bei höheren Tieren oder Pflanzen sind ähnlich bedeutende Mengen von Kernsegmenten beobachtet

---

Differenzierung annehmen (vgl. SCHAUDINN 1896). Bei den dicystinen Tripyleen kommt aber zu der fehlenden funktionellen Verschiedenheit der beiden Centren noch hinzu, daß es sich hier gar nicht etwa nur um das Vorhandensein zweier Kerne in einer Zelle handelt, denn die getrennten Centralkapseln stellen Gebilde höherer Ordnung dar, als die Kerne allein es sind. Da in der Entwicklung der meisten Tripyleenformen das dicystine (oder polycystine) Stadium nur vorübergehend ist, so könnten wir uns die Organisationsverhältnisse der dicystinen Arten wohl richtiger unter dem Bilde eines permanent gewordenen, während des ganzen Lebens des Tieres bestehen bleibenden und bei der Teilung auch auf die Nachkommen übergehenden Zustandes der Vereinigung zweier auf einer sehr niedrigen Stufe der Selbständigkeit stehen gebliebener, und so auch nur mit einem gemeinsamen Skelet ausgestatteter Individuen vorstellen, die sich nach außen hin vollkommen wie ein Einzeltier verhalten (vgl. hierzu die Ausführungen am Schlusse des vorigen Kapitels). Im Zusammenhange mit den hier behandelten Erscheinungen dürfte vielleicht eine von SCHAUDINN gemachte Beobachtung erwähnenswert sein. Er schildert (1903, p. 556), wie gelegentlich bei *Centropyxis aculeata* monströse zweikernige Individuen gebildet werden und diese durch synchrone Teilung beider Kerne ihre Doppelkernigkeit auch auf die Nachkommenschaft übertragen können. Auch in diesem Falle entsteht aus einem Doppeltier ein anderes.

worden, wie ich sie beispielsweise für *Aulacantha*, Haecker für *Castanidium* und *Oroscena* feststellen konnte. Dazu kommt weiter, daß die einzelnen Kernelemente einen besonders hohen Grad der Selbständigkeit besitzen.

Schon im I. Teil meiner Arbeit kam dieser Gedanke zum Ausdruck, als ich bei Besprechung der Mitose von dem Fehlen eigentlicher Centrosomen sprach und die Möglichkeit in Betracht zog, daß vielleicht die unzähligen, an den äußeren Enden der Spindel liegenden kleinen Körperchen die fehlenden Centrosomen ersetzen, indem sie einen richtenden Einfluß auf die auseinanderrückenden einzelnen Kernsegmente ausüben. Statt des einen kinetischen Centrums auf jeder Seite nahm ich dabei das Bestehen einer der großen Zahl der Chromosomen entsprechenden Menge von Centren an.

Aber bei einem anderen Vorgange treten uns die hier nur andeutungsweise berührten besonderen Verhältnisse noch deutlicher vor Augen, und zwar bei der Gametenbildung der Tripyleen. In diesem Falle sehen wir den primären Kern sich in seine Komponenten, d. h. die einzelnen Chromosomen auflösen, die zu besonderen, sich durch Teilung vermehrenden kleinen Kerngebilden werden. So finden wir denn die sekundären Kerne im primären Kerne bereits enthalten oder doch präformiert, ähnlich wie Calkins (1907, p. 226) es für *Amoeba proteus* angibt, nur, daß bei unserem Objekt die einzelnen Chromosomen selbst schon die Kernanlagen sind.

Nicht wesentlich anders liegen nach den Untersuchungen Haecker's (1907 b) die Dinge bei *Oroscena*. So hebt Haecker unter Hinweis auf die erwähnten Befunde von Calkins hinsichtlich des Vorganges der Auflösung des generativen Kernes schon hervor, „daß die chromatischen Teile, in welche sich der Kern desintegriert, die Einzelknäuel oder Chromosomenanlagen des Primärkerns darstellen und also im Primärkern bereits als selbständige Elemente oder Individuen vorgebildet sind“.

Was weiter *Thalassicolla* betrifft, so verweise ich auf die Angaben von Brandt (1905), wonach bei der Anisogametenbildung im Innern des Primärkernes kleine Sekundärkerne entstehen, die gruppenweise in das umgebende Protoplasma ausgestoßen werden. Ich erwähnte diese Beobachtung schon an einer früheren Stelle (S. 201). Im übrigen müssen nähere Untersuchungen noch zeigen, inwieweit die Thalassicollen sonst zum Vergleich herangezogen werden können.

Die Folgerung, die wir vor allen Dingen aus den bei *Oroscena*

und *Aulacantha* gemachten Beobachtungen ziehen können, ist, daß hier der primäre Kern gar kein einheitliches Gebilde ist, direkt vergleichbar dem Kern der großen Menge der ein- oder mehrzelligen Wesen, daß er vielmehr aus einer Unmenge einzelner sekundärer Kernanlagen zusammengesetzt erscheint, deren Gesamtheit im Ruhezustand zwar das Bild eines einfachen Kernes darbietet, der sich aber während gewisser Perioden der Fortpflanzung in die einzelnen Elemente auflöst.[1])

Hartmann, der neuerdings bei anderen Formen ganz ähnliche Beobachtungen gemacht zu haben scheint, schlägt für diese Organisationsstufe des Kernes die Bezeichnung „polyenergider Kern" vor.[2])

Bei einer solchen Betrachtungsweise kommen wir aber zu einer von der bisher geläufigen Anschauungsform abweichenden Auffassung nicht nur bezüglich der Erscheinungen, wie sie sich bei der Gametenbildung von *Aulacantha* abspielen, sondern ebenso — worauf meine früheren Bemerkungen schon hindeuten und was auch von Hartmann berührt wurde — hinsichtlich der Vorgänge bei der Mitose. Die Teilung des Primärkernes würde hier auf eine gleichzeitige Halbierung aller Einzelkerne hinauslaufen. Nicht minder aber sehen wir ferner die anderen Kernteilungsarten, für die uns bislang jeder vergleichbare Vorgang fehlt, nämlich die unter Kernfurchung und unter Bildung der Manschettenform verlaufenden Teilungen, in ein besonderes Licht gerückt. Auch das Schwanken der Chromosomenmenge endlich, das mit der Annahme einer Kontinuität der Chromosomenindividuen im Sinne der Individualitätshypothese nicht vereinbar ist, sowie die regulatorischen Prozesse, die ich in dem Wechsel der mitotischen und amitotischen Kernhalbierungen zu erkennen glaube, erscheinen von dem neu erlangten Standpunkte aus eher verständlich.

Wir gewinnen gleichzeitig aber auch einen anderen Gesichtspunkt für die Beurteilung der Beziehungen, die zwischen den monozoen großen Formen der Tripyleen und Colliden einerseits und den koloniebildenden Sphärozoëen andererseits bestehen. Bei den letzteren finden wir den Zustand des aufgelösten oder zerstreuten

[1]) Die voraufgegangenen Ausführungen über einen bestehenden „Kerndualismus", der in der Sonderung der physiologisch verschiedenwertigen beiden Kernsubstanzen in die Erscheinung tritt, steht natürlich in keiner Weise im Widerspruch zu dieser Auffassung, ebenso hindert uns nichts, die Disintegrationsvorgänge, wie es oben geschah, unter dem Bilde der Chromidienbildung zu betrachten.

[2]) Nach einer brieflichen Mitteilung des genannten Forschers.

Kernes, den wir bei den monozoen Arten nur im reproduktiven Stadium antreffen, gewissermaßen permanent geworden, also auch während der vegetativen Periode des Lebens bestehend. Die zahlreichen Einzelkerne sind hier nicht mehr in einem großen primären Kern miteinander vereinigt, sondern sie erscheinen als selbständige freie Kerngebilde. Bei der Schwärmerbildung verhalten sie sich wie die Disintegrationsprodukte des Primärkernes der monozoen Arten, sie stellen gleich diesen die Gametenmutterkerne dar, aus denen durch Teilung die Kerne der Gameten selbst hervorgehen. Zu dieser Art der Betrachtung stimmt es gut, daß die Zahl der Chromosomen, die bei der Kernteilung der Sphärozoëen zur Beobachtung kommt, eine ganz ähnlich niedrige ist wie bei den Gametenmutterkernen der daraufhin untersuchten monozoen Arten.

Von besonderem Interesse bei Behandlung dieser Frage sind noch die Untersuchungen von Brandt (1902) über die Fortpflanzung von *Thalassophysa*. Bei den hierher gehörenden Formen vollzieht sich die Vermehrung in der Weise, daß sich die ursprünglich mit einem großen Kern ausgestattete Centralkapsel stark in die Länge streckt, wobei ein Zerfall des Kernes stattfindet. Das walzen- oder fadenförmige Gebilde, das auf solche Weise aus der Centralkapsel entsteht, zerfällt in kleinere Portionen, und schließlich resultiert ein Zustand, der uns in eine gemeinsame Gallerte eingebettet, Hunderte oder Tausende von kleinen mehrkernigen Individuen zeigt, so daß wir, wenn wir die Entstehungsgeschichte nicht kennen würden, annehmen müßten, wir hätten eine Sphärozoëenkolonie vor uns.

Leider wissen wir zurzeit nichts Näheres über die Art der Kernvermehrung, über den Verlauf der Vorgänge, die sich bei dem Übergang in den polyzoen Zustand an dem Primärkern vollziehen. Brandt gibt an, es sei wahrscheinlich, daß sich in diesem Falle ähnliche Prozesse abspielen, wie bei der Anisosporenbildung von *Thalassicolla*. Auch wird noch erwähnt, daß zuzeiten Chromatinteilchen aus dem Kern austreten, während im Innern des Kernes noch Fäden chromatischer Substanz vorhanden sind. Es ist nach diesem wohl mit der Möglichkeit zu rechnen, daß sich auch bei *Thalassophysa* die Disintegration des Primärkerns als ein Zerfall in einzelne im Primärkern bereits vorgebildete Einheiten erweist.

Über das weitere Schicksal der Kolonialindividuen, ob sie sich direkt zu Thalassophysen entwickeln, oder ob sie zunächst in Schwärmer zerfallen, wissen wir noch nichts Genaueres. Nach der starken Kernvermehrung zu urteilen, sollten wir im Hinblick auf die Tripyleen und auf *Thalassicolla* wohl das letztere annehmen, um

so mehr, als Brandt auch einen gewissen Dimorphismus der Individuen beobachtet hat. Es liegt entschieden sehr nahe, daran zu denken, daß die einzelnen mehrkernigen Kolonialindividuen von *Thalassophysa* in ihren Beziehungen zu den Vermehrungsvorgängen der Form den kernhaltigen Protoplasmaballen entsprechen, wie sie bei der reproduktiven Fortpflanzung der Tripyleen durch Zerfall der Centralkapsel entstehen, und man wird auch wohl nicht fehlgehen in der Annahme, daß tatsächlich die so ähnlichen Erscheinungen in beiden Fällen eine ähnliche Bedeutung haben. Bei *Thalassophysa* scheint jedoch im Gegensatz zu *Aulacantha* dasselbe Individuum Macro- und Microgameten zu produzieren.[1])

Über den Bau des Kernes bei den Gattungen *Cytocladus* und *Thalassothamnus*, die Haecker (1906d) in der Familie der *Thalassothamnidae* vereinigt und mit den *Orosphaeridae* zusammen zu den Colliden stellt, liegen bisher nur einige kurze Angaben von Schröder (1906) und Haecker (l. c.) vor, doch lassen diese unzweideutig erkennen, daß auch hier der Kern ein eigenartiges, kompliziert gebautes Gebilde ist.[2])

In allerneuester Zeit sind nun auch noch die Acanthometriden, deren Kernverhältnisse Moroff und Stiasny untersuchten, in den Kreis der Betrachtung gezogen worden. Eine kurze vorläufige Mitteilung über die Befunde,[3]) die mir noch während der Korrektur meiner Arbeit durch die Freundlichkeit der Autoren zugänglich wurde, deutet darauf hin, daß wir unsere Auffassung der Organisation des Acanthometridenkörpers ebenfalls in Zukunft zu modifizieren haben werden. Die genannten beiden Forscher kommen nämlich zu dem Schluß, „daß die bisher als Einzeltiere betrachteten *Acanthometra* nicht einzelne Individuen, sondern Kolonien von

[1]) Daß bei Thalassophysiden außerdem auch einfache Zweiteilung zu beobachten ist, sei noch nebenbei erwähnt.

[2]) Für den Kern von *Cytocladus* stellte Schröder fest, daß das Chromatin in runden Körpern konzentriert ist, von denen jeweils mehrere zu einer Gruppe in einer abgeflachten Masse stärker färbbaren Protoplasmas vereinigt sind. Die Chromatininseln liegen peripher, dicht unter der Kernmembran. Haecker bestätigt im großen und ganzen die Angaben Schröder's, erwähnt aber außerdem noch bei *Cytocladus major* Schröder das Vorhandensein kleiner „nucleolenartiger Körper" und schleifenförmiger Bildungen im Kernplasma, „welche an Chromosomen erinnern". Bei *Thalassothamnus genista* Haecker zeigt der Kern die nämlichen Verhältnisse wie bei *Cytocladus*.

[3]) Th. Moroff u. G. Stiasny: Über den Bau und die Fortpflanzung von *Acanthometra*. in: Centralbl. f. Physiol. Bd. XXII Nr. 19.

vielen Tieren darstellen, welche ihre Vermehrung innerhalb der Centralkapsel durchmachen".[1])

Diese Auffassung gründet sich auf die Feststellung, daß die in der Centralkapsel von *Acanthometron pellucidum* J. M. zu beobachtenden, von anderen Autoren als Kerne angesprochenen Gebilde kleine Einzeltiere (Schizonten) sind, deren Kernapparat aus Macro- und Micronucleus besteht. Die Individuen vermehren sich durch Teilung, bis sie den Raum der Centralkapsel mehr oder minder vollständig erfüllen. Am Ende der vegetativen Lebensperiode erfolgt Gametenbildung. Durch Teilung der Schizontenkerne entstehen die Gametenkerne, die sich mit einem Quantum Protoplasma umgeben und als rundliche, mit zwei Geißeln versehene Schwärmer frei werden.

Die vorliegenden kurzen Mitteilungen der genannten beiden Autoren lassen sonstige Schlüsse noch nicht zu, bestätigen sich die Angaben aber, so wird das Bild, das wir uns heute von der Organisation des Radiolarienkörpers machen können, durch sie wesentlich vervollständigt. Wir würden, wenn wir die Haupttypen der Erscheinungen herausgreifen, im Hinblick auf die Kernverhältnisse unter den bislang untersuchten Formen eine Folge von einzelnen Organisationsstufen vor uns sehen: Bei den Tripyleen und den Colliden tritt uns ein in der Einzahl vorhandener aber zusammengesetzter („polyenergider") Kern entgegen, dessen Elemente sich zu Beginn der reproduktiven Periode als selbständige Kerngebilde voneinander sondern. Zur dauernden Eigenschaft finden wir dieses letztere Stadium, den Zustand des zerstreuten Kernes, bei den Sphärozoëen geworden, wo die Centralkapsel auch während des vegetativen Lebens des Individuums schon zahlreiche Kerne enthält. Die Acanthometriden gehen auch über diese Entwicklungsstufe noch hinaus. Bei ihnen besitzt die Centralkapsel des vegetativen Tieres nicht nur zahlreiche Kerne, sondern die letzteren haben auch den höchsten Grad der Selbständigkeit erreicht, indem sie zu ebenso vielen besonderen Individuen gehören; dabei kommt in diesem Falle auch noch die Differenzierung des Kernapparates in einen gesonderten Macro- und Micronucleus hinzu.

[1]) Der gesperrte Druck einzelner Teile des Satzes rührt von mir her.

Literaturverzeichnis.

AUERBACH, L. (1855): Über die Einzelligkeit der Amöben. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 7 1855.

BORGERT, A. (1891): Über die Dictyochiden, insbesondere über Distephanus speculum, sowie Studien an Phaeodarien. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51 1891.

— (1892): Vorbericht über einige Phaeodarien-(Tripyleen-)Familien der Plankton-Expedition. in: Ergebn. der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. 1 (Reisebeschreibung) 1892.

— (1896a): Zur Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien (Phaeodarien). in: Zool. Anz. Bd. 19 1896.

— (1896b): Fortpflanzungsverhältnisse bei tripyleen Radiolarien (Phaeodarien). in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 6. Jahresversammlung zu Bonn 1896.

— (1897): Beiträge zur Kenntnis des in Sticholonche zanclea und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten (Spiralkörper Fol, Amoebophrya Köppen). in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63 1897.

— (1900): Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H. I. Teil. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere Bd. 14 Heft 2 1900.

— (1901): Die nordischen Tripyleen-Arten. in: BRANDT, Nordisches Plankton Nr. 15. Kiel und Leipzig 1901.

— (1903): Mitteilungen über die Tripyleen-Ausbeute der Plankton-Expedition. II. Die Tripyleen-Arten aus den Schließnetzfängen. in: Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik etc. Bd. 19 1903.

— (1905): Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Tuscaroridae. in: Ergebn. d. Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. III L. h. 2 1905.

— (1906): Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Medusettidae. in: Ergebn. d. Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. III L. h. 4 1906.

— (1907): Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Concharidae. in: Ergebn. d. Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. III L. h. 5 1907.

BRANDT, K. (1885): Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel. in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIII. Monographie. 1885.

— (1890): Neue Radiolarienstudien. in: Mitteilungen d. Vereins Schlesw.-Holstein. Ärzte 12. Heft 1890.

— (1902): Beiträge zur Kenntnis der Colliden (I und II). in: Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

— (1905): Beiträge zur Kenntnis der Colliden, 2. Abhandlung (III). in: Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.

CALKINS, G. N. (1904): Evidences of a sexual-cycle in the life-history of Amoeba proteus. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 5 1904.

— (1907): The fertilization of Amoeba proteus. in: Biological Bulletin Vol. XIII No. 4, September 1907.

CHILD, C. M. (1907a): Studies on the relation between Amitosis and Mitosis. I bis V. in: Biological Bulletin Vol. XII u. XIII 1907.

— (1907b): Amitosis as a factor in normal and regulatory growth. in: Anat. Anz. Bd. XXX 1907.

Doflein, F. (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. I. Teil. in: Arch. f. Protistenk., Suppl. I (Festband für R. Hertwig) 1907.

Elpatiewsky, W. (1907): Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris Ehrbg. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.

Farmer, J. B. and Shove, D. (1905): On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of Tradescantia virginiana. in: Quart. Journ. of microsc. Sc. (N. S.) Vol. 48 1905.

Frenzel, J. (1882): Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor etc. in: Berliner entomolog. Zeitschr. Bd. 26 1882.

— (1886): Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26 1886.

Goldschmidt, R. (1905): Die Chromidien der Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 5 1905.

— (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. in: Arch. f. Protistenk., Suppl. I (Festband für R. Hertwig) 1907.

Greeff, R. (1866): Über einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 1866.

Gruber, A. (1883): Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38 1883.

— (1894): Amöben-Studien. in: Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg Bd. 8 1894.

Hadži, J. (1907): Über intranucleäre Kristallbildung bei Tubularia. in: Zool. Anz. Bd. 31 1907.

Haeckel, E. (1862): Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. Berlin 1862.

— (1887): Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology Vol. XVIII 1887.

— (1888): Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. 3. u. 4. Teil. Die Acantharien und Phaeodarien. 1888.

Haecker, V. (1900): Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. in: Anat. Anz. Bd. XVII Nr. 1 1900.

— (1904): Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition. (Erste Mitteilung.) in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 14. Jahresversammlung zu Tübingen 1904.

— (1905): Finales und Causales über das Tripyleenskelet. Dritte Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia“-Ausbeute. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83 1905.

— (1906a): Zur Kenntnis der Challengeriden. Vierte Mitteilung über die Tripyleen-Ausbeute der deutschen Tiefsee-Expedition. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906.

— (1906b): Zur Kenntnis der Castanelliden und Porospathiden. Fünfte Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia“-Ausbeute. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 8 1906.

— (1906c): Über die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. Sechste Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia“-Ausbeute. in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 16. Jahresversammlung zu Marburg 1906.

— (1906d): Über einige große Tiefsee-Radiolarien. Siebente Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia“-Ausbeute. in: Zool. Anz. Bd. 30 Nr. 26 1906.



HAECKER, V. (1907a): Zur Statik und Entwicklung des Coelographidenskeletes. Achte Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia“-Ausbeute. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

— (1907b): Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Zehnte Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia“-Ausbeute. in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges„ 17. Jahresversammlung zu Rostock und Lübeck 1907.

— (1907c): Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. in: Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I Heft 1 1907.

HARTMANN, M. u. PROWAZEK, S. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Ein Beitrag zur Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle. in: Arch. f. Protistenk. Bd 10 1907.

HERTWIG, R. (1876): Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphaerozoiden und Thalassicolliden. Leipzig 1876.

— (1879): Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879.

— (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. in: Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. XIX Abt. III 1898.

— (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

IMMERMANN, F. (1903): Über Fremdkörperskelete bei Aulacanthiden. in: Zool. Anz. 27. Jahrg. 1903.

— (1904): Die Tripyleen-Familie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. in: Ergebn. d. Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. III L. h. 1904.

KARAWAIEW, W. (1895): Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von Aulacantha scolymantha HAECK. in: Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.

— (1896): Beobachtungen über Radiolarien. in: Schriften d. naturf. Ges. Kiew Bd. 14 Heft 2 1896. (Russisch mit deutscher Tafelerklärung.)

LAUTERBORN, R. (1895): Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella O. F. M. in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59 1895.

LENHOSSÉK, M. v. (1897): Beiträge zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens. in: Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1897.

LIST, TH. (1897): Über die Entwicklung von Proteinkristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden. in: Anat. Anz. Bd. XIV 1897.

MINGAZZINI, P. (1889): Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. in: Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel Bd. 9 Heft 1 1889.

MONTGOMERY, TH. H. (1905): The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes. in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1905.

MOORE, JOHN E. S. (1893): Observations upon Amoeba, with especial reference to the existence of an apparent Micronucleus in that organism. in: Annals and mag. of nat. hist. Vol. XI 6. Ser. No. 62 1893.

MURRAY, J. (1885): Narrative of the cruise of H. M. S. Challenger. in: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—1876 Vol. I First Part. 1885.

PATTERSON, J. THOS. (1908): Amitosis in the pigeon's egg. in: Anat. Anz. Bd. XXXII 1908.

PFEFFER, W. (1899): Über die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. in: Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig. Math.-phys. Kl. 1899.

Prandtl, H. (1905): Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. in: Biol. Centralbl. Bd. 25 Nr. 5 1905.

— (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906.

— (1907): Der Entwicklungskreis von Allogromia sp. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

Prowazek, S. (1904): Die Entwicklung von Herpetomonas, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. in: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte Bd. 20 Heft 3 1904.

— (1905a): Studien über Säugetiertrypanosomen. in: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte Bd. 22 Heft 2 1905.

— (1905b): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae Woronin und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. in: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte Bd. 22 Heft 2 1905.

— (1907): Chlamydozoa. I. Zusammenfassende Übersicht. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.

Rengel, C. (1897): Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62 1897.

Rhumbler, L. (1901): Nordische Plankton-Foraminiferen. in: Brandt, Nordisches Plankton, XIV 1901.

Schaudinn, F. (1895): Über den Dimorphismus der Foraminiferen. in: Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 21. Mai 1895.

— (1896): Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 6. Jahresvers. zu Bonn 1896.

— (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zool. Jahrb. Bd. 13 1900.

— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte Bd. 19 Heft 3 1903.

— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. in: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte Bd. 20 Heft 3 1904.

— (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. in: Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 15. Jahresvers. zu Breslau 1905.

Schouteden, H. (1907): La formation des spores chez les Thalassicola (Radiolaires). in: Annales de la Soc. Roy. Zool. et Malacologique de Belgique T. XLII 1907.

Schröder, O. (1906): Neue Radiolarien der Deutschen Südpolar-Expedition. in: Deutsche Südpolar-Expedition 1901—1903 Bd. IX, Zoologie I, 1906.

Siedlecki, M. (1899): Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. in: Ann. Inst. Pasteur 1899.

Sjövall, E. (1901): Über die Spinalganglienzellen des Igels. in: Anatom. Hefte 1. Abt. Bd. 18 1901.

Strasburger, E. (1905): Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse aus Erörterungen (I. Teil von Hist. Beitr.) in: Jahrb. f. wiss. Bot. Vol. 42 1905.

Vahlkampf, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 5 1905.

Vom Rath, O. (1891): Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. in: Zool. Anz. Bd. 14 1891.



VOM RATH, O. (1895): Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea LEACH im speziellen und die Amitosenfrage im allgemeinen. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60 1895.

WILSON, E. B. (1905): Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. in: Journ. exper. Zool. Vol. 2 Aug. 1905.

WINIWARTER, H. v. (1900): Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovarie des Mammifères (LAPIN et HOMME). in: Arch. Biol. Vol. 17 1900.

WINTER, F. W. (1907): Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über Peneroplis pertusus (FORSKÅL). in: Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.

ZIEGLER, H. E. (1891): Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. In: Biol. Centralbl. Bd. XI 1891.

ZIEGLER, H. E. u. VOM RATH, O. (1891): Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. in: Biol. Centralbl. Bd. XI Nr. 24 1891.

ZWEIGER, H. (1906): Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Vol. 42 1906.

Tafelerklärung.

Tafel XI.

Aulacantha. Fig. 1 bis 7 Manschettenstadium des Kernes, Fig. 8 bis 11 Kernfurchung. Vergrößerung bei sämtlichen Figuren 300fach.

Fig. 1 bis 3. Frühes Entwicklungsstadium der Manschettenform des Kernes (gleicher Zustand des Kernes wie in Textfigur L, M und N, Seite 156 u. 157). Fig. 1. Querschnitt durch die orale Partie der Centralkapsel. Fig. 2. Die gleiche Centralkapsel an der höchsten Stelle der aboralen Einbuchtung getroffen. Fig. 3. Ein Querschnitt näher dem aboralen Pole.

Fig. 4 bis 7. Späterer Kernzustand (etwa gleiche Entwicklungsphase wie in den Textfiguren P, Q und R, Seite 160). Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch eine Centralkapsel. Die vorher parallel gerichteten Kernplatten sind in einem flachen Winkel gegeneinander geneigt. Am Rande der Figur links unten die eine der beiden primären Parapylen. Fig. 5, 6 und 7. Querschnitte durch eine andere Centralkapsel. Die drei dargestellten Schnitte entstammen den gleichen Kernregionen wie die in Fig. 1 bis 3 wiedergegebenen. Die Kernplatten lassen hier wie auch schon bei Fig. 4 in den äußeren Partien deutlich die beginnende Einkrümmung der Ränder und Abrundung der Kernhälften erkennen (vgl. besonders Fig. 5).

Fig. 8 und 9. Zwei Querschnitte durch eine Centralkapsel im Beginne der Kernfurchung (etwas späteres Stadium als in Textfigur A, Seite 137). Fig. 8. Schnitt durch die aborale Partie des Kernes. Am Rande rechts und links die beiden primären Parapylen. Fig. 9. Schnitt aus der Gegend der Kernmitte.

Fig. 10. Weiter fortgeschrittene Phase der Kernfurchung (ungefähr der gleiche Zustand des Kernes wie in Textfigur K, Seite 144); medianer Längsschnitt durch die Centralkapsel. Die beiden Kernhälften stehen kurz vor der Trennung.

Fig. 11. Etwas schief gerichteter medianer Längsschnitt durch ein noch späteres Entwicklungsstadium. Die Tochterkernanlagen haben sich voneinander getrennt, ihre völlige Abrundung steht bevor.

Tafel XII.

Aulacantha. Kernfurchung.

Vergrößerung bei sämtlichen Figuren 300 fach.

Die vier Bilder der einzelnen horizontalen Reihen beziehen sich auf je eine Entwicklungsphase des Kernes und stellen Querschnitte aus verschiedenen Gegenden derselben Centralkapsel dar. Der erste Schnitt entstammt überall der oralen Partie, der letzte dem aboralen Teile der Centralkapsel; die beiden mittleren Figuren geben Schnitte aus der dazwischen liegenden Region wieder. Die Schnitte sind so ausgewählt, daß die Bilder innerhalb der einzelnen Reihen einander entsprechen und somit ein leichter Überblick über die aufeinander folgenden Veränderungen des Kernes bei den abgebildeten Entwicklungsstadien durch einen Vergleich der übereinander stehenden Figuren ermöglicht wird.

Fig. 12 bis 15. Gleicher Entwicklungszustand wie in der Textfigur F (Seite 140).

Fig. 16 bis 19. Stadium der Textfiguren G und H (Seite 142).

Fig. 20 bis 23. Derselbe Zustand, den die Textfiguren J und K (Seite 144) zeigen.

Tafel XIII.

Aulacantha. Direkte Kernteilung.

Fig. 24. Vollständiges Exemplar mit zwei durch Teilung entstandenen Centralkapseln; die eine derselben (links) im Begriff, sich unter Amitose abermals zu teilen. Parakarminfärbung. Vergr. 100 fach.

Fig. 25. Querschnitt durch eine zweikernige Centralkapsel. Die Tochterkerne liegen noch unmittelbar zusammen und zeigen den Bau des ruhenden Kernes (grob spongiöse Struktur). Am rechten unteren Rande ist eine der beiden sekundären Parapylen sichtbar. Die Kapselmembran zeigt eine Unterbrechung in der Teilungsebene. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 26. Etwas späteres Teilungsstadium, äquatorialer Querschnitt. Die Kerne haben sich schon mehr abgerundet, das Chromatingerüst ist feiner und dichter geworden (Übergang zur Fadenstruktur). Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 27. Querschnitt durch die gleiche Centralkapsel näher dem aboralen Pole. Links oben und rechts unten am Rande der Figur die beiden primären Parapylen. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 28. Querschnitt durch die in Teilung begriffene Astropyle. Es sind deutlich zwei Centren zu erkennen, um die sich die radiären Lamellen anzuordnen beginnen. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 29. Querschnitt durch ein noch späteres Teilungsstadium der Centralkapsel. Die Kerne sind etwas weiter auseinandergerückt und haben sich mehr abgerundet. Die Chromatinstränge haben sich in dünne Fäden aufgelöst, die noch die ursprüngliche radiäre Anordnung erkennen lassen. Am Rande des Schnittes, links unten und rechts oben, die beiden neu ausgebildeten Parapylen. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 30. Querschnitt durch die Hauptöffnung der gleichen Centralkapsel und das umgebende Phaeodium. Die Durchteilung hat weitere Fortschritte gemacht; es sind schon zwei gesonderte Strahlensysteme entwickelt. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 31. Centralkapsel mit drei durch direkte Teilung entstandenen Kernen. Außer einem Teil des Phaeodiums sieht man Abschnitte der aus dem Pigmenthaufen austretenden Radialstacheln. Parakarminfärbung. Vergr. 100 fach.

Fig. 32. Äquatorialer Querschnitt durch die gleiche Centralkapsel. Die bereits gut abgerundeten Kerne im Beginn des Überganges von der grob spongiösen zur fein spongiösen Struktur. Parakarminfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 33. Etwas schief gerichteter Querschnitt durch die in Dreiteilung begriffene Astropyle derselben Centralkapsel. Man erkennt deutlich die drei Centren mit ihren ineinander greifenden Strahlensystemen. Parakarminfärbung. Vergr. 300 fach.

Tafel XIV.

Aulacantha. Gametenbildung. Disintegration des Primärkernes.

Fig. 34. Der Primärkern beginnt, sich aufzulösen; im umgebenden Endoplasma treten Chromosomenbläschen auf. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 35. Der Primärkern hat stark an Größe abgenommen; in seinem Innern ist ein großer, von zahlreichen Vacuolen durchsetzter Binnenkörper sichtbar. Die Menge der in Bildung begriffenen Kleinkerne hat sich vermehrt. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 36. Der Primärkern hat sein Chromatin bis auf kleine Reste abgegeben. Der Binnenkörper ist noch erhalten. Die kleinen Kerngebilde im umgebenden Endoplasma erscheinen infolge einer mehr diffusen Färbung relativ groß. Parakarminfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 37. Der Binnenkörper ist zerfallen, die Reste des Primärkernes weisen nur noch geringe Mengen chromatischer Substanz auf, die in Bröckchen und Fäden durch die Masse verteilt sind. Die Zahl der Kleinkerne hat weiter zugenommen, die meisten in Teilung begriffen. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 38. Sector aus einem Schnitt durch ein späteres Stadium. Im Centrum der Centralkapsel (oberer Teil der Figur) an Stelle des Primärkernes eine gröber strukturierte Plasmamasse, in der größere Vacuolen vermißt werden. Die chromatische Substanz des Primärkernes in Form zahlloser kleiner und kleinster Körnchen durch das Endoplasma verteilt. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 39. Medianer Längsschnitt durch eine Centralkapsel, deren Primärkern vollkommen zerstreut ist. Die zahlreichen Kleinkerne überall durch das Endoplasma verteilt. Die Öffnungen der Centralkapselmembran, von denen die Astropyle im Längsschnitt sichtbar ist, noch erhalten. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Tafel XV.

Aulacantha. Gametenbildung.

Detailbilder zu den auf voriger Tafel dargestellten Stadien.

Fig. 40. Sector aus einem Schnitt durch den Binnenkörper, in dessen wabige Grundmasse größere und kleinere Vacuolen eingebettet sind. Der Inhalt der Vacuolen und die außerhalb des Binnenkörpers gelegenen Protoplasmamassen zeigen etwa die gleiche Struktur. Parakarminfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 41. Kernrest mit zerfallendem Binnenkörper. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 42. Chromosomenbläschen. (Detail zu Fig. 34). Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 43. Direkte Teilung der Kleinkerne. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 44. Die Kleinkerne in Auflösung; das Endoplasma ist dicht mit größeren und kleineren Chromatinpartikeln durchsetzt. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 45. Kleinkerne im Knäuelstadium (im oberen Teile der Figur ein einzelner in Teilung begriffener Kern). Parakarminfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 46. Einige Kleinkerne im Knäuelstadium, stärker vergrößert. (Detail zu Fig. 39.) Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 1700 fach.

Fig. 47. Kleinkerne in mitotischer Teilung. (Der Primärkern war in diesem Falle noch nicht vollkommen aufgelöst, die Teilungsfiguren zeichnen sich durch relativ bedeutende Größe aus.) Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 1700 fach.

Fig. 48. Kleinkerne in mitotischer Teilung; aus einem späteren Entwicklungsstadium. (Die Teilungsfiguren sind kleiner als in der vorigen Figur; der Primärkern war bereits vollständig zerfallen.) Parakarminfärbung. Vergr. 1700 fach.

Tafel XVI.

Aulacantha. Gametenbildung. Spätere Stadien.

Fig. 49. Stadium der Macrogametenbildung. Ganzes Individuum. Die Centralkapsel ist zerfallen, der Hohlraum des Skeletes ist mit größeren und kleineren Protoplasmaballen erfüllt. Das Phaeodium ist verschwunden. Salzsäurekarmin (keine Kernfärbung). Vergr. 100 fach.

Fig. 50. Stadium der Microgametenbildung. Einzelner Ballen in Oberflächenansicht. Man erkennt unzählige kleine Kristalloide, die in Gruppen zusammenliegen. Die Kerne heben sich infolge blasser Tinktion nur unscharf gegen ihre Umgebung ab. Salzsäurekarminfärbung. Vergr. ca. 400 fach.

Fig. 51. Schnitt durch einen etwas kleineren derartigen Ballen. Die Kerne liegen dicht gedrängt und lassen nur geringe von Protoplasma erfüllte Zwischenräume zwischen sich. Die Kerne zeigen in ihrem Innern unregelmäßige Brocken und Stränge chromatischer Substanz. Die Kristalloide fehlen, weil sie durch die bei der Färbung verwandten Flüssigkeiten aufgelöst sind. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 900 fach.

Fig. 52. Eine Anzahl stärker vergrößerter Kerne mit Kristalloiden aus einem Quetschpräparat; schwach gefärbt. Salzsäurekarminfärbung (keine deutliche Chromatintinktion). Vergr. 1700 fach.

Fig. 53. Stadium der Macrogametenentwicklung. Schnitt durch einen einzelnen durch Zerfall der Centralkapsel gebildeten Ballen. Die Kerne sind weit weniger zahlreich als bei den entsprechenden Zuständen der Microgametenbildung. Die Masse des Protoplasmas, in das die Kerne eingebettet sind, ist relativ groß. Die Kerne zeigen Knäuelstruktur. Das Chromatin ist in Gestalt geschlängelter Fäden durch den Kernraum verteilt. Kristalloide fehlen. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 900 fach..

Fig. 54. Stadium der Macrogametenbildung. Totalbild eines späteren Entwicklungszustandes. Aus den vorher vorhandenen größeren Ballen (vgl. Fig. 49) sind durch weitere Teilung zahlreiche kleinere Kügelchen entstanden. Das Skelet ist im Begriff auseinander zu fallen. Das Freiwerden der Schwärmer steht offenbar nahe bevor. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 100 fach.

Fig. 55. Bildung der kleineren Kügelchen durch Zerfall der größeren Ballen. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 56. Protoplasmafaden mit zahlreichen Kernen aus dem in Fig. 54 abgebildeten Exemplar, augenscheinlich nicht zum Tiere selbst gehörend, sondern von außen stammend. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Tafel XVII.

Fig. 57 bis 63 Caementelliden, Fig. 64 bis 67 Phaeodiniden, Fig. 68 *Thalassicolla.*

Fig. 57. Zwei Caementelliden, Totalbild. Der Weichkörper mit zahlreichen *Dictyocha*-Gehäusen und feinen Kieselstacheln bedeckt. Ungefärbtes Präparat. Bei gleicher Vergrößerung wie die Totalabbildungen von Aulacantha auf Taf. XIII und XVI gezeichnet. Vergr. 100 fach.

Fig. 58—61. Schnitte durch Centralkapseln von Caementelliden. Verschiedene Kernzustände. Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin. Vergr. 500 fach.

Fig. 62. Medianer Längsschnitt durch ein wesentlich größeres vollständiges Exemplar, das sich in Gametenbildung befindet. Der Primärkern hat sich vollständig zerstreut. (Vgl. das auf Taf. XIV, Fig. 39 abgebildete entsprechende Stadium von *Aulacantha.*) Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 300 fach.

Fig. 63. Teil aus dem vorigen Schnitt stärker vergrößert. Man sieht von den Kleinkernen mehrere in Teilung begriffen, andere im Knäuelstadium. Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. 1700 fach.

Fig. 64. Zwei Phaeodiniden, Totalabbildung. Die Körperoberfläche nur mit vereinzelten Kieselstäbchen usw. bedeckt. Parakarminfärbung. Gleiche Vergrößerung wie bei Fig. 57. Vergr. 100 fach.

Fig. 65. Ein Exemplar stärker vergrößert. Man sieht, daß die Centralkapsel außer dem Kern zahlreiche Phaeodellen enthält. Parakarminfärbung. Vergr. 500 fach.

Fig. 66. Ein anderes in Teilung begriffenes Individuum der gleichen Form. Auch hier außer den dichten extracapsularen Phaeodiummassen solche im Innern der Centralkapsel. Parakarminfärbung. Vergr. 500 fach.

Fig. 67. Eine Phaeodinide (?) von unregelmäßiger Körperform mit verschiedenen durch das extracapsulare Protoplasma zerstreuten kieseligen Fremdkörpern. Teilungszustand mit drei Kernen im Innern der Centralkapsel. Boraxkarminfärbung. Vergr. 500 fach.

Fig. 68. Partie aus einem Schnitt durch die Centralkapsel einer in Anisosporenbildung begriffenen *Thalassicolla.* Die Kleinkerne (Gametenmutterkerne) in Teilung oder im vorbereitenden Knäuelstadium. Die Zusammengruppierung der Kerne zu radiär gerichteten Strängen oder Schläuchen tritt an dem hier abgebildeten kleinen Teil des Schnittes nicht zutage.

Inhaltsübersicht.

Teil II.

Seite

Vorbemerkungen 134

B. Zweiteilung mit „Kernfurchung“ 136

a) Der Furchungsvorgang und die Trennung der Kernhälften . . 136
b) Das Endoplasma 148
c) Die Öffnungen der Centralkapselmembran 150
d) Die abschließenden Vorgänge des Teilungsprozesses und die Bedeutung der Kernfurchung 152

C. Zweiteilung unter Bildung der „Manschettenform“ des Kernes 155

a) Entstehung der Manschettenform des Kernes 156
b) Das Endoplasma 161
c) Die Öffnungen der Centralkapselmembran 163
d) Die abschließenden Vorgänge der Teilung und die Beziehungen der Manschettenstadien zu denen der Mitose 164

D. Zweiteilung mit direkter Kernvermehrung 167

a) Verhalten des Kernes. — Formveränderung der Centralkapsel . 168
b) Das Endoplasma 172
c) Ringförmige Durchtrennung der Kapselmembran 173
d) Die Öffnungen der Centralkapselmembran 174
e) Abschließende Vorgänge des Teilungsprozesses 178
f) Mitotische und amitotische Teilungszustände 179

E. Fortpflanzung durch Schwärmerbildung 181

Disintegration des Primärkernes. „Chromosomenbläschen.“ Teilung der Kleinkerne. Reste des Primärkernes. Binnenkörper. Centralkapsel nach Auflösung des Primärkernes. Verhalten der Kapselöffnungen. Zerfall der Centralkapsel. Schwinden des Phaeodiums. Zwei Arten von Protoplasmaballen. Kristalloide. Macro- und Microgameten. Befunde bei anderen Radiolarienformen. Generationswechsel.

Seite

F. Haben wir in den Phaeodiniden und Caementelliden Jugendstadien skeletführender Tripyleenarten vor uns? 204

Zustände der Teilung und der Gametenbildung auch hier zu beobachten. Die Formen dieser Familien vielleicht gar nicht einheitlicher Natur. Fremdkörperskelete bei Tripyleen. Ist die Verschiedenheit der Fremdkörperskelete der Caementelliden zugleich der Ausdruck einer verschiedenen Artzugehörigkeit? Auch Unterschiede im Bau des Weichkörpers.

G. Beobachtungen über die Fortpflanzungsverhältnisse in anderen Tripyleenfamilien 213

Befunde bei Castanelliden, Aulacanthiden, Aulosphaeriden, Cannosphaeriden, Challengeriden, Medusettiden, Circoporiden, Tuscaroriden, Conchariden. — Verhalten der Skeletbildungen. Teilung und Neubildung.

H. Über die Erscheinungen bei wiederholter Zweiteilung und über normalerweise zweikapselige Arten 220

Gerade und ungerade Kapselzahlen. Synchrone und asynchrone Teilungsprozesse. Mehrkapselige Zustände sowohl nach mitotischen wie amitotischen Teilungen. Ursachen der Anhäufung der Teilungsprodukte. „Kolonien“ und „polycystine Zustände“. Lageverhältnis der Teilungsebenen bei aufeinanderfolgenden Prozessen der Zweiteilung. Zweikapselige (dicystine) Arten.

J. Schlußausführungen 229

Die verschiedenen Arten der Fortpflanzung von *Aulacantha*, vegetative und reproduktive Vermehrung. — Die Chromosomenfrage, doppelte Längsspaltung der Segmente bei der Mitose, Gestalt und Menge der Chromosomen. Verdoppelung und Halbierung der Chromosomenzahl. — Die biologische Bedeutung der direkten Kernteilung und ihre Beziehungen zur Mitose. Wechsel mitotischer und amitotischer Teilungsprozesse. — Kommen bei der Gametenbildung von *Aulacantha* Reduktionsteilungen vor? — Die Erscheinungen des Kerndualismus und die Chromidienfrage. Vegetative und reproduktive Kernsubstanz. Hauptkern und kinetischer Kern. — Unsere Auffassung von dem Bau des Radiolarienkörpers. Der Kern der großen monozoen Arten nicht einfach, sondern aus sekundären Kernanlagen zusammengesetzt („polyenergider“ Kern) Die Kernverhältnisse der Sphaerozoëen. von *Thalassophysa* und bei den Acanthometriden. Verschiedene Stufen der Organisation.

Literaturverzeichnis 253

Tafelerklärung 257

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem.

Von

Max Hartmann.

(Hierzu 27 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung . . . 265
Nomenklatur . . . 266
Das Vorkommen autogamer Befruchtungsvorgänge bei Protisten . . . 273
I. **Isoliert stehende Fälle von Paedogamie** . . . 273
II. **Isoliert stehende Fälle von Autogamie** . . . 279
III. **Paedogame Autogamie** . . . 283
a) Protozoen . . . 283
b) Protophyten . . . 295
IV. **Parthenogamie** . . . 297
a) Protozoen . . . 298
b) Protophyten . . . 305
V. **Pseudogamie** . . . 309
Allgemeine Betrachtungen . . . 313
I. **Ist die Autogamie eine primitive oder rückgebildete Befruchtung?** . . . 313
II. **Autogamie und das Wesen der Befruchtung** . . . 315
III. **Autogamie und die biologische Bedeutung der Befruchtung** . . . 319
Die WEISMANN'sche Amphimixis. — Die modernen Verjüngungshypothesen; R. HERTWIG's Kernplasmaregulation; Schaffung eines neuen trophischen Kernes nach MOROFF. — Die BÜTSCHLI-SCHAUDINN'sche Sexualitätshypothese.
Literaturverzeichnis . . . 330

Einleitung.

Den ersten Fall einer extremen Selbstbefruchtung oder Autogamie bei Protozoen hat Rich. Hertwig (1898) bei dem bekannten Sonnentierchen, *Actinosphaerium eichhorni*, aufgedeckt. Er fand, daß die direkten Abkömmlinge einer Zelle, also zwei Schwesterzellen, nach vorausgegangenen Reduktionsteilungen ihrer Kerne miteinander copulieren. Zugleich machte er auf die große theoretische Bedeutung aufmerksam, die diesem Befund für die Auffassung vom Wesen und Zweck der Befruchtung zukommt. In seiner ausführlichen Arbeit hatte Hertwig noch auf zwei weitere ähnliche Fälle hingewiesen, die schon vorher bei pflanzlichen Protisten von de Bary (1858) bei Desmidiaceenarten und von Karsten (1893) bei der Diatomee *Achnantes* beschrieben worden waren. Auch bei dem Algenpilz *Basibiobolus ranarum* hatte Fairschield (1897) einen ähnlichen Befruchtungsvorgang gefunden. Die Folgezeit brachte nun noch eine ganze Reihe derartiger Befruchtungsvorgänge zwischen Schwesterzellen zur Kenntnis, so bei Hefen (Guilliermond 1902), Bakterien (Schaudinn 1902), Myxomyceten (v. Prowazek 1905) usw. Von größerer Wichtigkeit war jedoch die Entdeckung von Schaudinn (1903), daß bei *Entamoeba coli*, der harmlosen Darmamöbe des Menschen, eine Reihe von Vorgängen in einer ungeteilten encystierten Zelle sich an dem resp. den Kernen abspielt, die vollkommen mit den Kernvorgängen bei einer normalen Befruchtung übereinstimmen und die demnach mit Schaudinn nur als Befruchtungsakt gedeutet werden können. Bald darauf hat v. Prowazek (1904) für eine Anzahl verschiedener Flagellaten ähnliche Vorgänge beschrieben.

Das Vorhandensein derartiger extremster Selbstbefruchtung oder Autogamie wirkte vielfach befremdend und stand vor allem scheinbar mit den gegenwärtig wohl bei den meisten Biologen verbreiteten Anschauungen über die Befruchtung, wonach das Wesentliche derselben mit Weismann in der Amphimixis der Mischung zweier Individuen erblickt wird, in großem Gegensatz. Dem ist es wohl zuzuschreiben, daß das Vorkommen und die Tragweite dieser extremen autogamen Befruchtungsvorgänge bei den Biologen noch nicht die verdiente Beachtung gefunden haben, ja daß vielfach sogar Zweifel laut werden, ob es sich hierbei überhaupt um Befruchtungsvorgänge handle. Die eifrigen Forschungen der letzten Jahre haben nun speziell bei Protozoen und Pilzen (Ascomyceten) eine große Anzahl weiterer Fälle aufgedekt, vor allem auch Fälle, die deutlich zu den bekannten

Modifikationen der Fremdbefruchtung bei anderen Protisten überführen. Andere Fälle dagegen zeigen Beziehungen zu Parthenogenese, so daß die Möglichkeit gegeben erscheint, die extreme Autogamie von echter Gametencopulation resp. Parthenogenese durch verschiedenartige Rückbildung abzuleiten.

Es schien mir daher eine dankbare Aufgabe, alle bisher bekannt gewordenen Fälle von autogamer Befruchtung bei tierischen und pflanzlichen Protisten übersichtlich und kritisch zusammenzustellen und ihren Beziehungen zu anderen bekannten Befruchtungsvorgängen nachzuspüren, einerseits um die Bedeutung dieser Vorgänge als echte Befruchtungsakte zu erweisen und andererseits um die angedeutete Ableitung, die in der bisherigen Literatur nicht oder kaum berücksichtigt ist, so weit als möglich durchzuführen. Dabei war ich bestrebt, besonders auch die pflanzlichen Protisten mit in die Betrachtung zu ziehen und dadurch etwas dazu beizutragen, die leider immer noch sehr geringen aber so überaus wünschenswerten Beziehungen zwischen pflanzlicher und tierischer Protistenkunde etwas inniger zu gestalten. Das ist die Aufgabe der folgenden Darlegungen, in denen dann weiterhin auch die Tragweite und Bedeutung dieser Befunde für das Befruchtungsproblem erörtert werden sollen. Dabei wird vor allem die Befruchtungshypothese von SCHAUDINN, die in ähnlicher Weise schon vor 20 Jahren von BÜTSCHLI geäußert wurde, näher besprochen und weiter begründet werden.

Nomenklatur.

Ehe ich zur speziellen Darstellung der automiktischen Befruchtungsvorgänge übergehe, erscheint es mir notwendig, die Nomenklatur der verschiedenen Befruchtungsvorgänge, sowie der verschiedenen Modifikationen von deren Rückbildung zu erörtern, um für unsere Betrachtung von vornherein mit scharf definierten Begriffen operieren zu können.

Die Bezeichnung Autogamie ist in der zoologischen und botanischen Literatur von verschiedenen Forschern in verschiedenem Sinne gebraucht. Früher verstand man unter Autogamie ganz allgemein alle Fälle von Selbstbefruchtung, so vor allem Fälle, bei denen die copulierenden Gameten von einem Individuum resp. Gametangium gebildet werden wie sie z. B. bei manchen Algen, Pilzen, Protozoen

usw. vorkommen, ferner auch Befruchtungsvorgänge zwischen Samen und Ei eines hermaphroditen Tieres resp. Pflanze. Neuerdings hat jedoch der Ausdruck Autogamie in der Protozoenliteratur eine engere Bedeutung gewonnen, indem man damit nur diejenigen Fälle bezeichnete, bei denen sich der ganze Befruchtungsakt in einer einzigen Zelle abspielt wie in dem oben genannten Beispiele von *Entamoeba coli.* Es ergibt sich daraus zunächst das dringende Bedürfnis nach scharfen Definitionen und einer Revision der Nomenklatur.

Nachdem sich die Bedeutung der Autogamie so gewandelt hat, empfiehlt es sich, den Ausdruck nur in dem letztgenannten, engeren Sinne anzuwenden und für die allgemeine Selbstbefruchtung einen anderen zu wählen. Als solchen möchte ich den Ausdruck Automixis vorschlagen. In ganz ähnlicher Weise hat soeben auch Winkler (1908) den Begriff der Apogamie der Pflanzen eingeengt und für die ursprüngliche von de Bary (1878) eingeführte Definition der Apogamie den Namen Apomixis angewendet.

Ehe wir die Automixis und ihre Untergruppierungen genauer definieren, erscheint es zweckmäßig, eine Einteilung der Befruchtungsvorgänge resp. der sexuellen Fortpflanzungsweisen und deren Rückbildungen zu erörtern, um einen klareren Überblick über dieselben zu erhalten.

Wir wollen drei Arten von Befruchtung resp. sexueller Fortpflanzung unterscheiden: Amphimixis, Automixis und Apomixis.

I. **Amphimixis** ist die normale Art der Befruchtung resp. geschlechtlichen Fortpflanzung, bei der zwei getrennte Geschlechtsindividuen (viele Protozoen) oder zwei von verschiedenen Individuen stammende Geschlechtszellen oder Gameten in Beziehungen zueinander treten und sich zu einer neuen Einheit vereinigen bzw. wie bei der Conjugation der Infusorien sich zu zwei neuen Einheiten gestalten.

Im folgenden sei eine Einteilung der einzelnen Modifikationen der amphimiktischen Befruchtungsvorgänge gegeben, die sich zum Teil an Lühe (1902) anschließt.

A. Copulation: dauernde und vollkommene Verschmelzung zweier Individuen unter Verschmelzung auch der Kerne.

   1. Hologamie: Copulanten von erwachsenen vegetativen Individuen nicht unterscheidbar.

      a) Isohologamie: Copulanten vollkommen gleich. Beispiele: *Actinophrys* (Schaudinn 1896), *Amoeba diploidea* (Hartmann und Nägler 1908), manche *Spirogyra*-Arten.

b) Anisohologamie: Copulanten etwas an Größe verschieden, geringe sexuelle Differenz. Beispiele: *Bodo lacertae* (v. Prowazek 1904a), *Herpetomonas* (v. Prowazek 1904b), *Chlamydomonas braunii* (Goroschankin 1890).

2. Merogamie: Copulanten spezifische Gameten.

a) Isomerogamie: Copulation von Isogameten. Beispiele: Foraminiferen (Schaudinn 1903), manche Gregarinen, *Stephanosphaera* und viele Algen.

b) Anisomerogamie resp. Oogamie: Copulation von sexuell differenzierten Gameten (Macro- und Microgameten resp. Ei und Spermatozoen). Beispiele: manche Gregarinen, Radiolarien, Coccidien, Hämosporidien, Volvox und viele Algen und Pilze.

B. Conjugation (der Infusorien): zeitweilige und unvollkommene Verschmelzung zweier Individuen zwecks Austausches der allein copulierenden Kerne (Micronuclei); unter Auffassung der Teilungsprodukte der Micronuclei als rudimentäre Schwärmer, d. h. Homologa der Iso- resp. der Anisogameten phylogenetisch von A 2 abzuleiten (Lühe 1902, Popoff 1908).[1]

1. Allelogamie mit gegenseitiger Befruchtung. Beispiel: *Paramaecium.*

2. Heterogamie mit einseitiger Befruchtung sekundär entstanden. Beispiel: Vorticelliden.

C. Gametangien-Copulation: Verschmelzung vielkerniger Gametangien mit gegenseitiger Caryogamie durch Unterbleiben der Zellteilungen bei der Gametenbildung von A 2 abzuleiten.

1. Isogametangien-Copulation: Gametangien und ihre Kerne gleich. Beispiel: *Mucor.*

2. Anisogametangien-Copulation: Gametangien und Kerne sexuell verschieden (Oogonien und Antheridien). Beispiel: Ascomycete *Pyronema* (Harper).

Diese Übersicht mag für sich selbst sprechen. Eine genauere Erörterung würde uns zu weit von unserem Thema abführen.

II. **Automixis.** Unter automiktischer Befruchtung verstehen wir alle Fälle von Selbstbefruchtung, also sowohl solche, die sich an Zellindividuen resp. Gameten abspielen, die direkt von denselben Mutterzellen resp. Individuen abstammen, als auch solche, die an den Kernen einer einzigen Zelle vor sich gehen.

[1]) Die conjugierenden Infusorien sind somit keine Gameten, wie sie vielfach bezeichnet werden, sondern Geschlechtstiere (Gamonten); vgl. hierzu auch Anm. p. 327.



Bei der Automixis kann man wiederum 3 Gruppen unterscheiden:

1. Paedogamie: Copulation von Gameten, die von demselben Individuum (Gametangium) gebildet werden.

Meines Wissens hat v. Prowazek (1903) zuerst den Ausdruck Paedogamie angewandt anläßlich der von ihm beschriebenen Befruchtungsvorgänge bei dem Phytoflagellat *Polytoma* und der Myxomycete *Plasmodiophora brassicae*. Auch Caullery und Mesnil (1905) haben zur Unterscheidung dieser Fälle von der extremen Autogamie diesen Ausdruck vorgeschlagen und unterscheiden je nach dem Grade der Verwandtschaft der copulierenden Zellen Paedogamie ersten, zweiten, dritten usw. Grades.

Selbstverständlich ist die Paedogamie nicht sehr scharf von der echten Amphimixis geschieden und es finden sich die verschiedensten Übergänge zwischen beiden Gruppen. Dementsprechend kommt auch Paedogamie bei den verschiedenen, oben besprochenen Modifikationen der Befruchtung (Copulation usw.) vor, ja theoretisch ist sie bei allen diesen Formen denkbar und wir werden später im speziellen Teil einige charakteristische Beispiele kennen lernen. Eine strenge Abtrennung von der Amphimixis hat somit etwas Mißliches und Willkürliches. Aber das ist ja bei allen Definitionen und Begriffsbestimmungen in der Biologie der Fall, und zwar gerade da, wo wir am meisten wissen und die Zusammenhänge am klarsten durchschauen. In praxi wird man von Paedogamie vor allem dann reden, wenn die copulierenden Gameten direkte Schwesterzellen oder wenigstens direkte Abkömmlinge desselben Gametangiums (Individuums) darstellen, und es empfiehlt sich immerhin, dieselben von der Amphimixis zu trennen, weil sie zu der folgenden Gruppe der extremen Autogamie überführen.

2. Autogamie ist die automiktische Befruchtung, sofern sie sich an einer einzigen Zelle abspielt, bei der also die Zellverschmelzung vollkommen wegfällt.

   Wir werden später sehen, daß in den meisten Fällen die Autogamie als ein rückgebildeter Befruchtungsvorgang aufzufassen ist, indem sie teils von Paedogamie abgeleitet werden kann, teils sich Beziehungen zur Parthenogenese nachweisen lassen. In ersterem Falle wollen wir von paedogamer Autogamie, in letzterem von Parthenogamie sprechen.

   a) Paedogame Autogamie ist danach ein Befruchtungsvorgang, der sich in einer einzigen Zelle (Gametocyte oder Gametangium) abspielt, wobei

durch Ausfall der Zellteilung keine Gametenzellen, sondern nur Gametenkerne copulieren. Die betreffende Zelle ist als eine indifferente (hermaphrodite) Gametocyte oder Gametangium zu betrachten.

b) Parthenogamie ist dagegen ein entsprechender Befruchtungsvorgang in einer Zelle, die den Charakter einer weiblichen Gamete (Macrogamete, Ei) resp. eines weiblichen, Macro-Gametangiums (Oogonium) aufweist.

WINKLER (1908) hat in seiner soeben erschienenen Schrift über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche für letztere Fälle den Namen Parthenomixis vorgeschlagen, doch geben wir dem Ausdruck Parthenogamie den Vorzug, um dadurch in analoger Weise, wie das WINKLER bei den Begriffen Apomixis und Apogamie getan hat, zum Ausdruck zu bringen, daß hierbei nur eine Unterabteilung von Automixis, ja sogar von Autogamie vorliegt.

3. Pseudogamie, d. i. der Ersatz einer echten geschlechtlichen Keimzellverschmelzung durch einen pseudosexuellen Copulationsprozeß zweier nicht als spezifische Befruchtungszellen differenzierter Zellen.

WINKLER (1908) hat hierfür den Ausdruck Pseudomixis angewandt und sie der Amphimixis und Apomixis gleichgestellt als Hauptgruppen der Sexualität. Da wir sie hier jedoch nur als Untergruppe der Automixis betrachten, so ziehen wir die Bezeichnung Pseudogamie vor. Im übrigen finde ich die Definitionen und Erläuterungen WINKLER's so treffend, daß ich sie hier einfach wörtlich citiere (1908, p. 6): „Was die Pseudogamie von der Amphimixis (und Paedogamie)[1]) unterscheidet, ist also im wesentlichen nur der Umstand, daß die beiden miteinander verschmelzenden Zellen nicht als Gameten differenziert sind. Natürlich ist die Pseudogamie immer mit Automixis verbunden. Bekannt ist die pseudomiktische Fortpflanzungsweise bis jetzt vor allem bei einigen Farnen, so z. B. bei *Lastrea pseudomonas* var. *polydactyla* WILLS (FARMER, MOORE und DIGBY 1903), wo der Sporophyt aus einer Prothalliumzelle hervorgeht, deren Kern mit einem aus einer Nachbarzelle herübergewanderten zweiten Kern verschmilzt, ehe die Entwicklung beginnt. FARMER und DIGBY (1907, p. 191) nennen diesen Vorgang Pseudapogamie." Hierher gehören auch die Uridineen, die wir später eingehend besprechen wollen. „Es sei noch bemerkt, daß sich die

[1]) Zusatz von mir.



Abgrenzung der Pseudogamie gegen Amphimixis (resp. Paedogamie) in zweifelhaften Fällen vor allem daraus ergibt, daß der Aushilfscharakter erkennbar sein muß, den die Pseudogamie als Ersatz der verlorenen typischen Amphimixis besitzt."

III. Als **Apomixis** bezeichnen wir im Anschluß an WINKLER den vollen Verlust der Befruchtung und die Fortpflanzung eines Geschlechtsindividuums (Gamont, Gametophyt) durch Zellen ohne Zell- und Kernverschmelzung. WINKLER hat diesen Ausdruck an Stelle des ursprünglich von DE BARY 1878 in gleichem Sinne verwendeten Terminus Apogamie vorgeschlagen, weil der Ausdruck Apogamie in neuerer Zeit ähnlich wie Autogamie eine andere engere Bedeutung gewonnen hat.

Die hier gegebene Definition weicht allerdings etwas von der WINKLER'schen ab, indem WINKLER Apomixis als den Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen ungeschlechtlichen Vermehrungsprozeß definiert. Infolgedessen stellt WINKLER auch die vegetative Propagation hierher, die jedoch, wie schon früher (HARTMANN 1904), im Anschluß an R. HERTWIG (1899) eingehend durchgeführt wurde, nicht einmal mit einer echten Keimzellfortpflanzung etwas zu tun hat, während es sich bei apomiktischer Fortpflanzung sogar um eine ursprünglich geschlechtliche Fortpflanzung handelt, wie ja auch der Name besagt.

Nach Ausschluß der vegetativen Propagation erscheinen uns aber die Untergruppierungen der Apomixis und vor allem die Auffassungen und Definitionen WINKLER's von Parthenogenese und Apogamie, wie er sie im Gegensatz zu STRASSBURGER vertritt, ganz ausgezeichnet und in hohem Maße geeignet, Klarheit zu schaffen. Alle Interessenten seien daher auf seine Ausführungen verwiesen. Im folgenden werden wir zudem mehrfach Gelegenheit haben, seine Auffassungen zu bekräftigen. Ich bringe hier mit geringen Änderungen seine Definitionen:

1. Parthenogenesis, d. i. die apomiktische Entstehung eines Individuums aus einem Ei, und zwar
   a) diploide Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der diploiden unreduzierten Chromosomenzahl besitzt (Parthenapogamie von FARMER und DIGBY);
   b) haploide Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies mit der haploiden reduzierten Chromosomenzahl ausgestattet ist.

2. Apogamie, d. h. die apomiktische Entstehung eines Individuums aus vegetativen Zellen des Geschlechtsindividuums, und zwar:
   a) diploide Apogamie, wenn die Zelle oder der Zellkomplex, von denen die Entwicklung ausgeht, in ihren Kernen die diploide Chromosomenzahl besitzen (Euapogamie von Farmer und Digby);
   b) haploide Apogamie, wenn die Kerne der Mutterzellen des Individuums nur die haploide Chromosomenzahl führen (meiotische Euapogamie von Farmer und Digby).

Winkler hat bei seinen Definitionen statt diploid und haploid die Namen somatisch (statt diploid) und generativ (statt haploid) gebraucht. Mir scheinen die hier benutzten Namen besser, weil sie gleich den Inhalt des Begriffes ausdrücken, was bei somatisch und generativ nicht der Fall ist. Letztere Namen werden zudem sonst in ganz anderem Sinne (nach Weismann) gebraucht und können somit leicht Verwirrung hervorrufen.

Die folgende Tabelle mag nochmals unsere Nomenklatur in übersichtlicher Weise rekapitulieren.

I. Amphimixis.
   a) Copulation.
   b) Conjugation.
   c) Gametangiencopulation.

II. Automixis.
   a) Paedogamie.
   b) Autogamie.
      α) paedogame Autogamie.
      β) Parthenogamie.
   c) Pseudogamie.
      α) paedogame Pseudogamie.
      β) autogame Pseudogamie.

III. Apomixis.
   a) Parthenogenesis.
      α) diploide Parthenogenesis.
      β) haploide Parthenogenesis
   b) Apogamie.
      α) diploide Apogamie.
      β) haploide Apogamie.

Das Vorkommen autogamer Befruchtungsvorgänge bei Protisten.

I. Isoliert stehende Fälle von Paedogamie.

Die paedogamen Befruchtungsvorgänge bilden den natürlichen Ausgangspunkt zum Verständnis der extremen Autogamie, weil sie ohne weiteres zur gewöhnlichen amphimiktischen (Fremd-)Befruchtung überleiten. Wie oben ausgeführt, verstehen wir unter Paedogamie Befruchtungsvorgänge, bei denen die Gameten die direkten Geschwisterzellen oder nahen Abkömmlinge solcher Geschwisterzellen (Geschwisterkinder) sind. Solche Fälle finden wir vereinzelt bei Protozoen, häufiger bei Protophyten. Hier sind nur für die Protozoen alle Fälle angeführt, während für Protophyten nur eine Anzahl markanter Beispiele gebracht werden soll. Nicht mit berücksichtigt sind in diesem Kapitel die Fälle, von denen sich extrem automiktische Befruchtungsvorgänge ableiten lassen, da sie erst bei der Schilderung jener Fälle behandelt werden sollen.

a) Protozoen. Das bekannteste Beispiel einer Paedogamie ersten Grades bei Protozoen, wo also die Gameten direkt Geschwisterzellen sind, ist der von Rich. Hertwig (1897, 1898) entdeckte Befruchtungsvorgang bei dem Sonnentierchen *Actinosphaerium eichhorni.* Die Actinosphaerien sind große vielkernige Heliozoen. Zu Beginn einer Befruchtung encystieren sich dieselben und scheiden eine dicke Gallertschicht ab und es tritt dabei eine bedeutende Verringerung der Kernzahl durch Resorption ein, so daß schließlich nur ca. 5 Proz. der ursprünglich vorhandenen Kerne übrig bleiben. Das Plasma zerfällt alsdann in so viele Teilstücke als Kerne übrig geblieben waren, die sogenannten Primärcysten Rich. Hertwig's (Fig. 1 a). Jede Primärcyste teilt sich nun unter Mitose des Kernes in 2 Zellen, die Hertwig Sekundärcysten genannt hat (Fig. 1 b). Wir wollen sie ihrer Bedeutung entsprechend Gametocyten nennen. Dadurch, daß der Kern jeder Gametocyte sich zweimal teilt, entstehen 2 Reduktionskerne, die im Plasma resorbiert werden (Fig. 1 c) und die Gametocyten werden zu reifen Gameten, die unter Caryogamie der Kerne zu einer Zygote verschmelzen (Fig. 1 d).

Die Gameten sind hier die durch Zweiteilung entstandenen direkten Abkömmlinge einer Zelle, die nach Reduktion der Kerne sofort wieder copulieren. Es liegt also eine Paedogamie 1. Grades vor und zwar eine Isomerogamie. Die copulierenden Kerne sind allerdings erst Abkömmlinge 3. Grades der gemeinschaftlichen Mutter-

zelle, da zwischen der 1. Zellteilung und der Copulation die Reduktionsteilungen eingeschoben sind. Insofern läge also strenggenommen eine Paedogamie 3. Grades vor, worauf schon GUILLIERMOND hingewiesen hat.

Auch bei dem einkernigen Heliozoon *Actinophrys sol* gibt neuerdings DISTASO (1908) einen ganz analogen Verlauf der Befruchtung an nur mit dem in der Organisation des Tieres bedingten Unterschied, daß das einkernige Individuum direkt zur Primärcyste wird. SCHAUDINN (1896) hatte früher für dasselbe Objekt eine amphimiktische Fremdbefruchtung (Isohologamie) beschrieben, Angaben, die DISTASO bezweifelt resp. anders zu deuten sucht. Der Zweifel an den SCHAUDINN'schen Darstellungen, die übrigens KEYSSELITZ (1908) kürzlich bestätigt und in bezug auf die Reduktion ergänzt hat, scheint mir nicht gerechtfertigt, und es ist theoretisch vollkommen denkbar, daß bei demselben Tier der Befruchtungsvorgang einmal amphimiktisch, das andere Mal automiktisch erfolgt. Prinzipiell handelt es sich ja beide Male um denselben Vorgang.

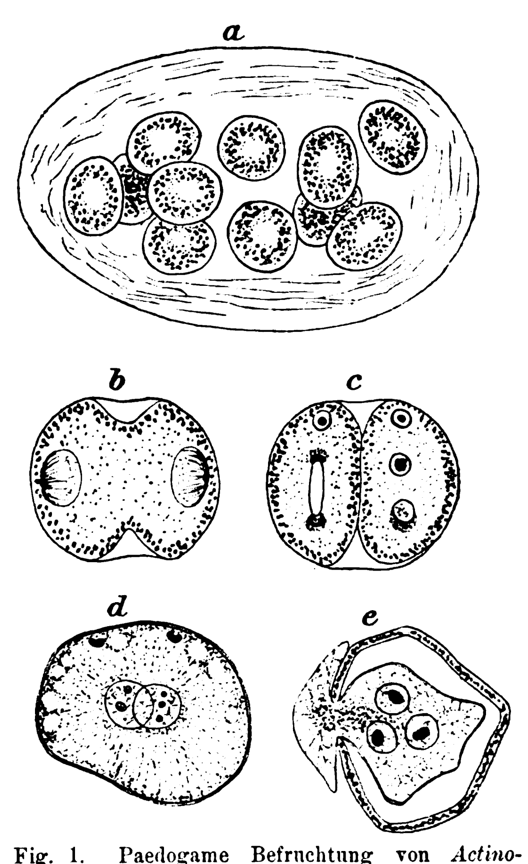


Fig. 1. Paedogame Befruchtung von *Actinosphaerium eichhorni*. a) Primärcysten in der gemeinsamen Gallerthülle; b) Bildung der Gametocyten (sog. Sekundärcysten von R. HERTWIG); c) Bildung der 2. Reduktionskerne (reife Gameten); d) Kernfusion in der Zygote; e) Ausschlüpfen eines jungen mehrkernigen Tieres aus der Zygote. Nach R. HERTWIG aus V. HAECKER 1899.

Eine paedogame Copulation (Isomerogamie) 2. Grades findet sich nach älteren Angaben KRASSILSCHIK's (1882) und neueren Untersuchungen DANGEARD's (1901) und v. PROWAZEK's (1900

1903) bei der Phytoflagellate *Polytoma uvella*, indem eine Mutterzelle innerhalb ihrer Hülle sich in 4 Tochterzellen (Gameten) teilt, die hierauf paarweise copulieren. Weder DANGEARD noch v. PROWAZEK, die mit modernen Methoden gearbeitet, konnte bei der Gametenbildung etwas von Reduktionsteilung entdecken. Mir will es wahrscheinlich dünken, daß in der Vierteilung bei der Gametenbildung auch die Reduktion liegt. Möglich wäre jedoch auch, daß sie wie bei manchen Algen und Pilzen (*Spirogyra* KARSTEN 1908) direkt nach der Copulation bei der Keimung der Zygote stattfindet. Darüber müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

b) Protophyten. Weit verbreitet scheinen paedogame Befruchtungsvorgänge bei pflanzlichen Protisten zu sein. Zunächst seien hier die bekannten Fälle bei conjugaten Algen (Zygnaemaceen) erwähnt. Bei den meisten Zygnaemaceen (*Spirogyra* usw.) copulieren die einzelnen Zellen zweier sich parallellagernder Fäden, die vielfach physiologisch, ja wie TRÖNDLE (1908) neuerdings gezeigt hat, auch morphologisch männlich und weiblich differenziert sein können, paarweise miteinander (Fig. 2 *2* oben). Bei *Mougeotia calcaria* dagegen kann daneben auch eine Copulation zwischen Schwesterzellen vorkommen, wie Fig. 2 *2* (unten) und *3* zeigt. Doch werden hierbei noch wie bei der gegenseitigen Copulation die Copulationskanäle gebildet. Die Paedogamie ist hier also fakultativ, wie es unserer Meinung nach bei dem obengeschilderten Fall von *Actinophrys* der Fall ist. Nach MÖBIUS geschieht dies bei *Mougeotia uleana* noch einfacher dadurch, daß direkt die Querwand von 2 Schwesterzellen gelöst wird, um die Vereinigung zu ermöglichen (Fig. 3). Die Reduktion findet, wie kürzlich KARSTEN (1908) für *Spirogyra* gezeigt hat, nach der Kernfusion in der Zygote statt, indem die schon von CHMIELEVSKY (1890) beobachtete Vierteilung des Fusionskernes mit einer Zahlenreduktion der Chromosomen verbunden ist.

Die Paedogamie dieser Formen ist scheinbar 1. Grades. Da jedoch jede Zelle im Verbande des Fadens sich weiterteilt, so sind zwei benachbarte Zellen eines Fadens nicht notwendig direkte Schwesterzellen, sondern können gewissermaßen Geschwisterkinder 1., 2. usw. Grades sein. Nach TRÖNDLE (1908) copulieren nun nicht direkte Schwesterzellen, sondern Zellen weiter verwandten Grades, wobei die Copulation in einem Faden zunächst zwischen den Zellen beginnt, die am entferntesten miteinander verwandt sind.

Mehr an *Actinosphaerium* schließt sich das Beispiel von dem sog. Algenpilz *Basidiobolus* an. Hier copulieren wie FAIRSCHIELD (1897) für *Basidiobolus ranarum* und LÖWENTHAL (1903) für *Basi-*

diobolus lacertae gefunden haben, die Kerne zweier Schwesterzellen, jedoch erst, nachdem jede der Schwesterzellen 2 Fortsätze gebildet hat, in die die Kerne eintreten, um sich daselbst zu teilen, wobei

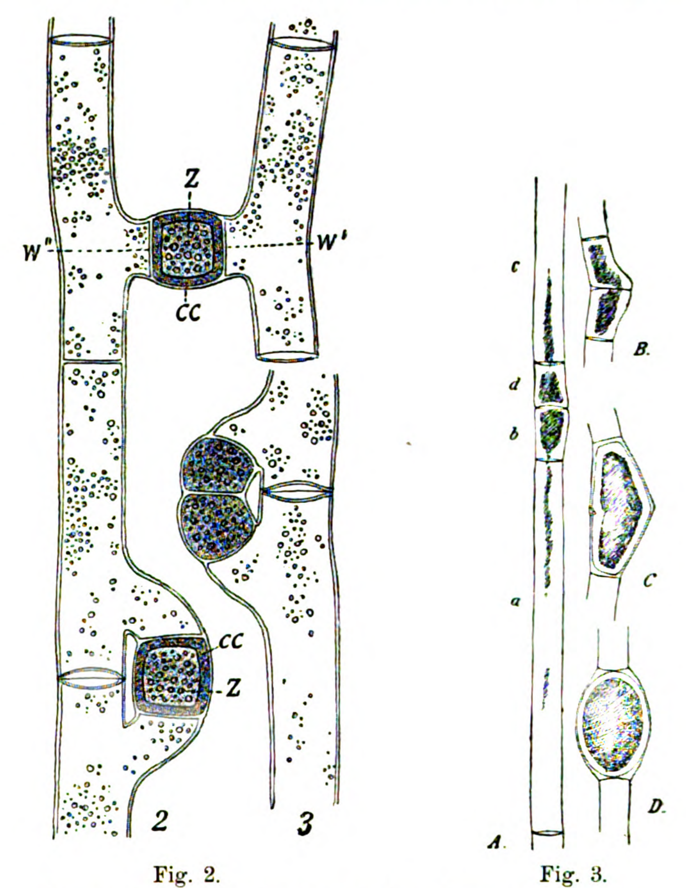


Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 2. Fakultative Paedogamie bei *Mougeotia mirabilis*.
2 oben aus normaler amphimiktischer Copulation entstandene Zygote (*z*), unten durch Paedogamie entstandene Zygote, *3* früheres Stadium der paedogamen Copulation. *cc* Copulationskanal, *w* Wände, welche die Zygote abgliedern.
Nach Wittrock aus Oltmanns 1904.

Fig. 3. Paedogamie bei *Mougeotia uleana*.
A Fadenstück mit 2 copulierenden Zellen (Gameten). *B*, *C* Verschmelzung der Gameten. *D* Zygote. *b* fertiler Teil von *a*, *d* dasselbe von *c*.
Nach Moebius aus Oltmanns 1904.

ein Kern, der vielfach als Reduktionskern gedeutet wird (Haecker 1899), in dem Fortsatz bleibt und abgeschnürt wird, während der

andere als Gametenkern fungiert. Aus Fig. 4 werden die Vorgänge ohne weiteres klar. Bei diesem Beispiel wird man wegen der Abschnürung der Reduktions(?)zellen richtiger von einer Paedogamie 2. Grades sprechen. Ob es sich bei der Abschnürung der 2 kleinen Zellen tatsächlich um Reduktion (Richtungskörper) handelt, erscheint noch sehr fraglich.

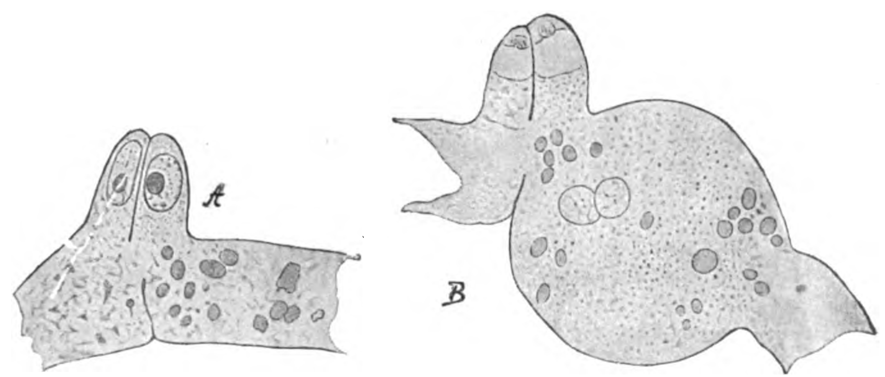


Fig. 4. Paedogamie bei *Basidiobolus ranarum*.
A. Bildung der Reduktions(?)körper. B. Copulation der beiden reduzierten Schwesterzellen (Gameten) und Bildung der Cystozygote. Nach FAIRCHILD aus WINKLER 1908.

Eine einwandfreie Paedogamie 1. Grades (ähnlich wie bei *Mongeotia*) liegt dagegen nach den Untersuchungen von GUILLIERMOND (1902) bei manchen Hefen vor, indem hier zwei Schwesterzellen ohne Kernreduktion usw. copulieren (Isohologamie).

Ebenso offenbar liegen die Verhältnisse nach den interessanten Befunden von SCHAUDINN 1902 b u. 1903 a) an zwei Bakterienarten, dem *Bacillus sporonema* und *Bacillus bütschlii*. Bei *Bacillus sporonema* (Fig. 5) teilt sich die Bakterienzelle (a, b), die Zellwand löst sich jedoch wieder sogleich (c) und an der Trennungsstelle entsteht die Anlage der Spore, hier also eine echte Zygote (c-f). Die letztere entsteht somit aus der Vereinigung zweier Schwesterzellen. Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse bei *Bacillus bütschlii* (Fig. 6). Auch hier wird die Teilung einer Bakterie eingeleitet (a, b), aber sofort rückgebildet, wobei die vorherigen Teilhälften durch heftige Strömungen durchmischt werden (c). Nun kommt es aber zur Anlage zweier Sporen an den entgegengesetzten Polen (d, e). Ob hier wie bei der Conjugation der Infusorien eine doppelte Befruchtung vorliegt oder ob die Verhältnisse einfach als Teilungen nach der Befruchtung aufzufassen sind, läßt sich natürlich wegen der eigenartigen Kernverhältnisse der Bakterien nicht entscheiden. Desgleichen muß es

unentschieden bleiben, ob die bei der Sporenbildung nicht zur Verwendung kommenden Chromatinkörner (Fig. 5, d u. e; Fig. 6, d. u. e) als Reduktionskernmaterial aufzufassen sind. Einen mit dem Schaudinn'schen Befund bei *Bacillus bütschlii* ganz übereinstimmenden Fall hat vor kurzem Dobell (1908 b) für *Bacillus flexilis* beschrieben.

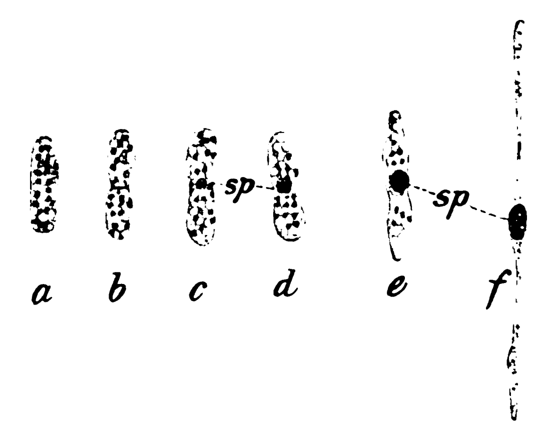


Fig. 5. Paedogamie bei *Bacillus sporonema*.
a, *b* Anlage einer Teilungswand; *c* Rückbildung derselben und Anlage einer Spore (Zygote); *d—f* Ausbildung der Spore. *sp* Spore. Nach Schaudinn 1903.

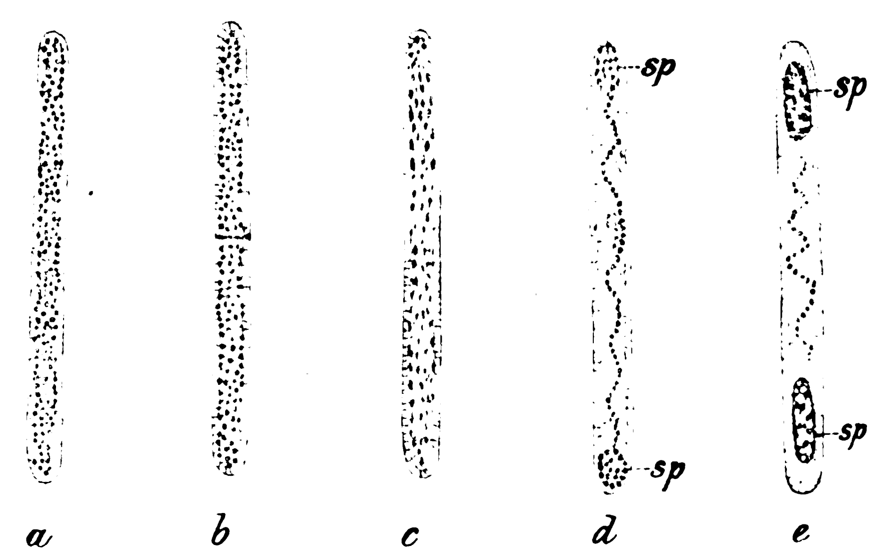


Fig. 6. Paedogamie bei *Bacillus bütschlii*.
a, *b* Anlage einer Teilungswand; *c* Rückbildung derselben und Durchmischung des Inhaltes der beiden Tochterzellen (Gameten), *d*, *e* Ausbildung zweier Sporen (*sp*) nach der Copulation. Nach Schaudinn 1902.

II. Isoliert stehende Fälle von Autogamie.

In diesem Kapitel wollen wir diejenigen Fälle von extremer Autogamie betrachten, die bis jetzt nicht oder noch nicht von Paedogamie abgeleitet resp. als Parthenogamie aufgefaßt werden können, und daher isoliert stehen. Unter Autogamie verstehen wir dabei, wie oben erörtert, einen Befruchtungsvorgang, der sich an einer einzigen Zelle ohne Zellteilungen abspielt.

Als Ausgangsbeispiel wählen wir die extrem autogame Befruchtung von *Trichomastix lacertae*, die durch v. Prowazek (1904) aufgedeckt wurde, dessen Beobachtungen ich vollkommen bestätigen kann. Hier liegen die Verhältnisse sehr klar und können auch leicht am lebenden Objekt im Zusammenhang verfolgt werden. Da zudem fast jede Eidechse mit *Trichomastix lacertae* infiziert ist, kann sich jedermann von der Richtigkeit leicht selbst überzeugen.

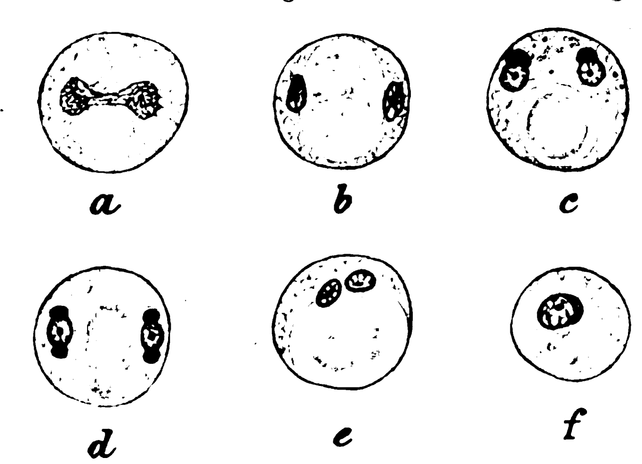


Fig. 7. Autogamie von *Trichomastix lacertae*.
a erste Kernteilung in der Cyste; *b* Cyste mit gegenüberliegenden Gametocytenkernen; *c* u. *d* erste und zweite Reduktionsteilungen; *e* Aufeinanderrücken der reifen Gametenkerne; *f* Cyste mit Syncarion. Nach Prowazek 1904, etwas verändert.

Zu Beginn der Befruchtung encystiert sich das Flagellat, wobei Geißeln und Achsenstab rückgebildet werden und in der Cyste ein großer kugeliger Reservestoffkörper (Glykogen) zur Ausbildung gelangt. Der in der Einzahl vorhandene Kern teilt sich nun zunächst in zwei Tochterkerne (Gametocytenkerne) (Fig. 7 a), die um den Reservestoffkörper herum auf die gegenüberliegenden Seiten rücken (Fig. 7 b). Nach Abtrennung je zweier Reduktionskerne, die vom Caryosom abgeschnürt werden (Fig. 7 c u. d), verschmelzen die

beiden nun reduzierten Gametenkerne wieder zu einem einzigen Fusionskern (Syncarion) (Fig. 7, e u. f). Eine geschlechtliche Differenzierung der beiden Gametenkerne konnte bei diesem Objekt nicht nachgewiesen werden. Nach vollzogener Kernverschmelzung kann unter Umständen noch innerhalb der Cyste der Flagellatenzustand zur Ausbildung gelangen und das Individuum teilt sich hierauf nach Platzen der Cyste in derselben Weise wie vor dem Befruchtungsakt durch Längsteilung.

Das Merkwürdige und Befremdliche an dem hier geschilderten Befruchtungsvorgang ist das, daß sich derselbe an einem einzigen Individuum abspielt. Die Vorstellung, daß zu einer Befruchtung zwei Individuen, resp. zwei Geschlechtszellen gehören und daß das Wesen derselben in der Vereinigung dieser zwei Individuen zu einem einzigen bestände, ist jedoch so eingewurzelt, daß vielfach sogar die Meinung laut wurde, der hier beschriebene Vorgang sei keine Befruchtung. Daß dem aber so ist, zeigen die Kernvorgänge ohne weiteres. Erst werden zwei Gametocytenkerne gebildet, die durch zwei Reduktionsteilungen zu reifen Gametenkernen werden und nun wieder fusionieren. Gerade die zu einem Befruchtungsvorgang unumgänglich zugehörigen Reduktionsteilungen beweisen, daß es sich hier um echte Befruchtung handelt. Unsere weiteren Ausführungen werden zudem noch mehr Beweismaterial beibringen.

Ähnlich wie bei *Trichomastix* kommen nach eigenen Beobachtungen bei *Limax*-Amöben autogame Befruchtungsvorgänge vor. Ich habe daselbst im Leben wie im gefärbten Präparat bei der Encystierung Kernteilung und darauf deren Fusion beobachtet. Da aber bisher hierbei noch keine Reduktionsteilungen gefunden wurden, so können diese Vorgänge nicht absolut sicher als Befruchtung hingestellt werden, wenn auch die Ähnlichkeit derselben mit der Autogamie von *Trichomastix* (und anderen Formen) und auch der Umstand, daß sich dieselben zu Beginn einer Encystierung abspielen, es in hohem Grade wahrscheinlich machen.

Dasselbe gilt von Vorgängen, die ich bei einer neuen Dysenterie-Amöbe (*Entamoeba tetragena*) beobachtet habe (Hartmann 1908). Dieselben unterscheiden sich von denen bei *Trichomastix*, *Limax*-Amöben und anderen später zu beschreibenden Formen dadurch, daß sich der Prozeß direkt vor der Encystierung abspielt. Bei einer Befruchtungs-Epidemie werden die Amöben kleiner und es treten Chromidien aus dem Kern, die sich im Plasma reichlich vermehren (Fig. 8 a). Später ballen sich dieselben zu einem oder mehreren kompakten Körpern zusammen (somatische Kernelemente). Der Kern der Amöbe teilt

sich dann durch eine besondere Mitose (Fig. 8 b) in zwei Gametocytenkerne. Das nächste Stadium (Fig. 8 c) zeigt dann die beiden ganz anders aussehenden Gametenkerne direkt vor der Fusion. Die dazwischenliegenden Reduktionsteilungen, auf die das veränderte Aussehen der Gametenkerne hindeutet, sind bisher nicht beobachtet. Erst nach der Kerncopulation (Caryogamie) bildet sich die Cyste, wobei ein Teil der Chromidien für die Membranbildung Verwendung zu finden scheint. Der Kern der Cyste zeigt wieder normale Struktur (Fig. 8 d) und teilt sich durch eine andere Art Mitose noch zweimal, so daß schließlich vier Kerne in der Cyste vorhanden sind. Daß

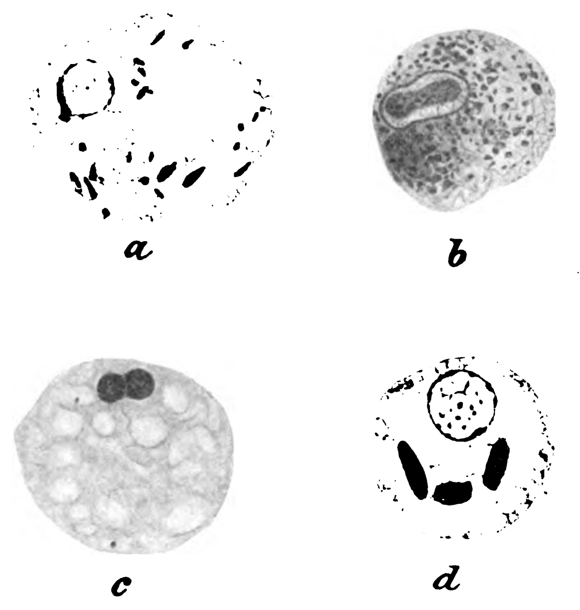


Fig. 8. Autogamie von *Entamoeba tetragena*.
a Chromidienbildung und Beginn der Teilung (Centriolenteilung im Caryosom) einer generativen Amöbe; *b* 1. Teilung des Kernes (Bildung der Gametocytenkerne); *c* Gametenkerne vor der Verschmelzung; *d* Cyste mit Syncaryon und 3 Chromidialkörpern. Original.

hier eine Befruchtung vorliegt, erscheint trotz der bisher fehlenden Beobachtung der Reduktionsteilungen durch die damit verbundene Chromidienbildung (Ausscheidung somatischen Kernmaterials vor der Befruchtung), die verschiedene Art der Kernteilung und das verschiedene Aussehen der Fusionskerne ziemlich sicher.

Einen in mehrfacher Hinsicht interessanten, ganz sicheren autogamen Befruchtungsvorgang hat Herr Nägler in meinem Labora-

torium bei einer neuen, von ihm gezüchteten Amöbe gefunden (*Amoeba albida* Nägler).[1]) Die Amöbe encystiert sich und der mit einem großen Caryosom ausgestattete Kern (Fig. 9a) teilt sich und zwar in der Regel heteropol in einen größeren und einen kleineren Kern (Fig. 9b). Während sich an dem kleineren die generativen Vorgänge abspielen, lockert sich der große auf, rückt an die Oberfläche und löst sich allmählich auf, wobei eventuell ein Teil seiner somatischen Substanz mit zur Verstärkung der Membran verwendet wird (Fig. 9c—f). Der große Kern ist also ein somatischer Kern, entsprechend dem Macronucleus der Infusorien. Der kleine generative Kern nahm inzwischen eine merkwürdige Form an, die auffallend an die Tetradenfiguren der Chromosomen bei der Ei- und Samenreife erinnert (Fig. 9c u. d).

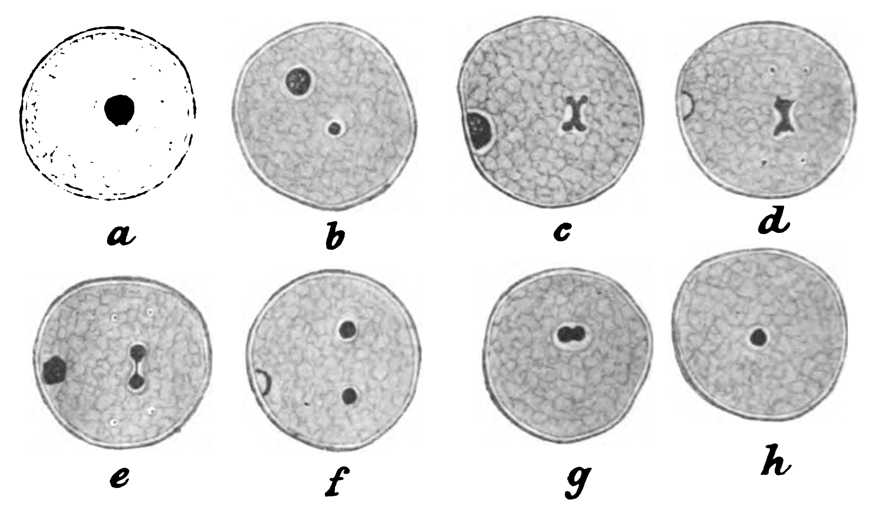


Fig. 9. Autogamie von *Amoeba albida*.
a frisch encystierte Amöbe mit einem Kern; *b* Cyste mit somatischem (groß) und generativem (klein) Kern; *c*, *d* u. *e* Bildung der 2 Gameten- und 4 Reduktionskerne: *f* reife Gametenkerne und deren Copulation (*g*, *h*). Nach unveröffentlichten Zeichnungen von Herrn Dr. Nägler.

Während es sich dort um Doppelchromosomen handelt, liegt hier jedoch zweifellos ein Doppelkern vor. In diesem Stadium vollzieht sich die Teilung in die Gametocytenkerne, sowie gleichzeitig je zwei Reduktionsteilungen (Fig. 9d u. e). Beide Vorgänge sind so zusammengeschoben, daß ihre genaue zeitliche Folge sich schwer fest-

[1]) Eine eingehende Schilderung vom Bau und der Entwicklung dieser neuen Amöbe wird eine größere Amöbenarbeit von Nägler enthalten, die im XV. Band des Archivs für Protistenkunde erscheinen wird.

stellen läßt. Das Endresultat ist jedoch vollständig klar, es liegen in der Cyste zwei Gametenkerne und vier kleinere Reduktionskerne, die allmählich resorbiert werden (Fig. 9 e u. f). Ebenso sicher ist die darauf folgende Verschmelzung der Gametenkerne zu einem Fusionskern (Fig. 9 g), so daß wir als Endglied des Prozesses wieder eine einkernige Cyste finden (Fig. 9 h). Daß hier eine Befruchtung vorliegt, kann wohl nicht bezweifelt werden, denn außer der Bildung der Reduktionskerne wird dies besonders noch durch das Auftreten eines somatischen Kernes und durch die merkwürdige Tetradenform des generativen Kernes bewiesen.

Weitere Fälle von ähnlichem Verlauf wie die bisher geschilderten sollen erst in dem Kapitel über Parthenogamie zur Darstellung kommen, da deren Auffassung als solche teils sicher, teils in hohem Grade wahrscheinlich ist.

III. Paedogame Autogamie.

Unter paedogamer Autogamie verstehen wir einen automiktischen, sich an einer ungeteilten Zelle abspielenden Befruchtungsvorgang, bei dem sich nachweisen läßt, daß er durch Rückbildung der Zellteilung von einer Paedogamie ersten, zweiten, dritten Grades usw. entstanden ist. Bei der Besprechung dieser Fälle gehen wir aus von den rein paedogamen Befruchtungen bei verwandten Formen, durch deren Vergleich ja gerade die Ableitung der ersteren möglich ist.

a) Protozoen.

1. Myxomyceten. Durch neuere Untersuchungen von Prowazek (1905), Kränzlin (1907) und Jahn (1908) sind bei verschiedenen Myxomyceten Befruchtungsvorgänge aufgedeckt, deren Vergleich ein schönes Beispiel der Entstehung einer extremen Autogamie aus Paedogamie ergibt. Beginnen wir mit der Befruchtung von *Plasmodiophora brassicae*, die Prowazek entdeckt hat. Nachdem sich in dem Plasmodium die Zahl der Kerne durch mitotische Kernteilungen bedeutend vermehrt hat, sondert sich um jeden Kern eine Portion Plasma ab, so daß endogen so viel Zellen entstehen, als Kerne vorhanden waren (Fig. 10 a, b). Dieselben sind ihrer Bedeutung nach als Gametocyten anzusprechen. Je zwei benachbarte verschmelzen nun miteinander, umgeben sich mit einer Cystenmembran und werden dadurch zur Spore. Erst nach der Zygotenbildung findet die Reduktion der Gametocytenkerne statt (Fig. 10 c, d) durch zweimalige Teilung, und hierauf copulieren auch die jetzt

reifen (haploid) Gametenkerne zu den Syncarien (Fig. 10e, f). Nach PROWAZEK (1907) weisen die Gametocyten geringe sexuelle Unterschiede auf.

Die soeben geschilderten Vorgänge sind zweifellos als Paedogamie zu bezeichnen. Allerdings braucht hierbei die Inzucht keine so sehr extreme zu sein, wie es nach der eigentlichen Befruchtung den Anschein hat; denn vorher kommt es ja bei den Myxomyceten bei der Plasmodienbildung zu einer Verschmelzung verschiedener Amöben. Da jedoch die Kerne der copulierenden Gameten aus dem gleichen Zellbezirk stammen und offenbar aus den letzten lebhaften Teilungen eines einzigen Kernes hervorgegangen sind, so kann es sich dabei doch bloß um einen Plasmaaustausch handeln, der aber, wie ja gerade das Vorkommen autogamer Befruchtung zeigt, für den Befruchtungsakt ganz nebensächlich ist.

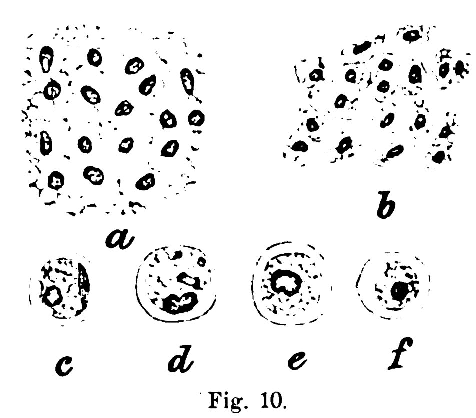


Fig. 10.
Paedogamie von *Plasmodiophora brassicae*. *a* Stück eines Plasmodiums mit generativen Kernen; *b* um jeden Kern hat sich eine Plasmamasse verdichtet und abgeschnürt, wodurch Gametocyten entstanden sind, die miteinander copulieren; *c* u. *d* Bildung der Reduktionskerne in der Cystozygote; *e* u. *f* Copulation der reifen Gametenkerne. Nach v. PROWAZEK 1905.

Bei höheren, schon ganz pflanzlichen Formen der Myxomyceten, den Arcyrien und Trychien, hat neuerdings HELENE KRÄNZLIN (1907) gleichfalls Befruchtung (Caryogamie) aufgedeckt und zwar ebenfalls vor der Sporenbildung. Hier kommt es aber bemerkenswerterweise nicht zur Bildung von Gameten, sondern je zwei Kerne verschmelzen innerhalb des gemeinsamen Plasmodienprotoplasmas. Die Paedogamie ist also durch Unterbleiben der Zellbildung zu einer Autogamie rückgebildet. Hier folgen die Reduktionsteilungen nach der Caryogamie, indem sich die Syncarien vor der Sporenbildung nochmals teilen, wobei die eigentümliche Art der Kernteilungsbilder (Diakinese und heterotypische Kernteilung) auf deren Charakter als Reduktionsteilung schließen lassen. Während also bei *Plasmodiophora* wie bei allen Protozoen sämtliche Generationen 2 X-Kerne, diploide Kerne, besitzen und nur die Gametenkerne kurz vor der Fusion X-Kerne (haploid) sind, ist umgekehrt bei den höheren Myxomyceten

nur das eine Kernstadium, das Syncarion, diploid und sämtliche übrigen Zellen gehören der X-Generation (haploid) an, da die Reduktion ja sofort darauf folgt.

Ganz sicher gestellt, und zwar durch den Nachweis einer Zahlenreduktion der Chromosomen, hat soeben Jahn (1908) diese merkwürdigen Verhältnisse bei einer anderen Myxomycete, der Gattung *Ceratiomyxa*. Auch hier findet im herauskommenden Plasmodium eine Caryogamie statt (Fig. 11 a), ohne daß vorher Gameten gebildet wurden. Die Gametenkerne enthalten 8 Chromosomen, die Syncarien dagegen 16

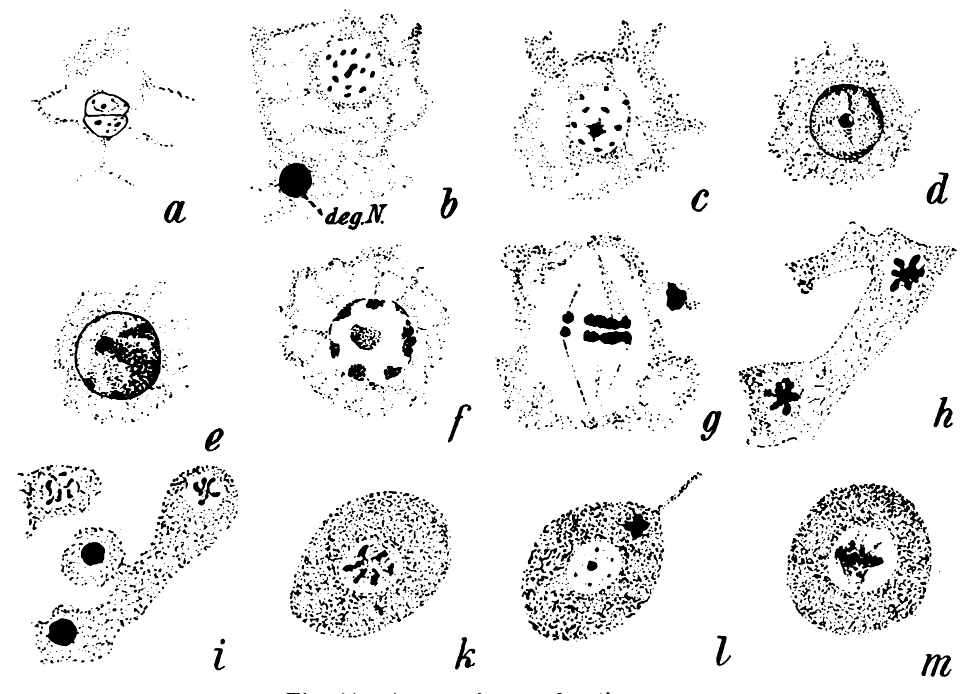


Fig. 11. Autogamie von *Ceratiomyxa*.
a Caryogamie im herauskommenden Plasmodium; *b* Fusionskern (Syncarion), daneben ein degenerierender; *d* u. *e* Synapsis (!); *f* Diakinese; *g* heterotypische Mitose, Reduktionsteilung; *h* die reduzierten Tochterkerne im Maschenstadium des Plasmodiums; *i* desgleichen, zum Teil degenerierend; *k* eine Amöbe des Pflasterstadiums; *l* junge Spore mit ruhendem und einem degenerierenden Kern; *m* Vorbereitung auf die erste Sporenmitose. Nach Jahn 1908.

(Fig. 11 b). Danach folgt in den Syncarien ein Stadium, das Jahn als Synapsis anspricht (Fig. 11 d u. e), und die Chromosomen finden sich dann als Doppelchromosomen in der Zahl 8, die in der nun einsetzenden Reduktionsteilung wieder getrennt werden (Fig. 11 g u. h). In dem

jetzt folgenden sog. Pflasterstadium schnürt sich um jeden normalen Kern — ein großer Prozentsatz der Kerne degeneriert — eine Plasmamenge ab (Fig. 11 i) und wird nach Ausscheidung einer Membran zur Spore (Fig. 11 k), in der durch nachträgliche zweimalige Mitose, die jedoch nichts mit Reduktion zu tun hat, vier Kerne entstehen.

2. Myxosporidien. Ein Vergleich der im Laufe der letzten Jahre bekannt gewordenen Befunde bei drei verschiedenen Myxosporidienarten durch die drei schönen Arbeiten von Schröder (1907), Keysselitz (1908) und Awerinzew (1908 u. 1909) führt uns zu einem ganz entsprechenden Resultat, wie die Beobachtungen bei Myxomyceten, das noch klarer wird, wenn man die Befunde von Caullery und Mesnil (1905) bei den den Myxosporidien nahe verwandten Actinomyxidien mit berücksichtigt. Mit letzteren wollen wir auch beginnen, da sie in bezug auf die Befruchtungsvorgänge die ursprünglichsten Verhältnisse zeigen.

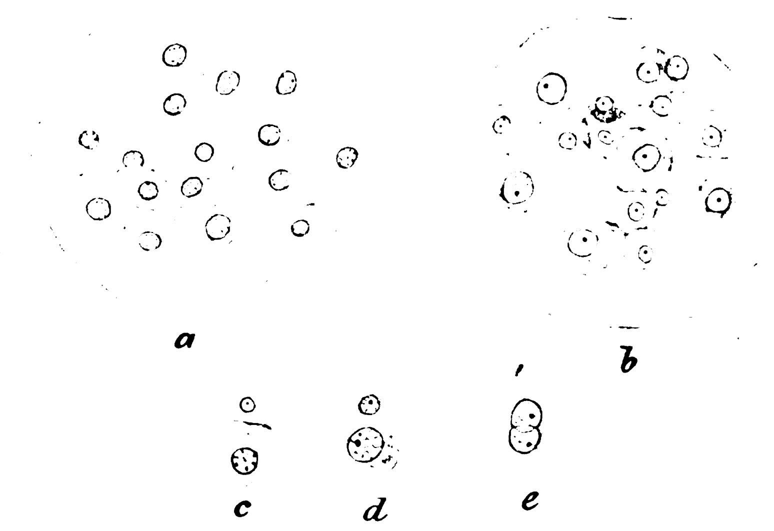


Fig. 12. Paedogamie von *Sphaeractinomyxon*.
a Bildung von 16 Gameten aus 2 Mutterzellen; *b* Aneinanderlagerung je einer Micro- und Macrogamete; *c—e* Copulation einer Micro- und Macrogamete.
Nach Caullery u. Mesnil 1905.

Nach der Darstellung von Caullery und Mesnil (1905) findet sich bei *Sphaeractinomyxon stolci* eine unzweifelhafte Paedogamie und zwar eine Anisogamie. Aus einer zweikernigen Zelle gehen unter nochmaliger Kernteilung zunächst vier Zellen hervor, wovon zwei

die beiden übrigen umwachsen und zur Cystenhülle werden (Sporocyste). Der Ursprung derselben aus zwei ganzen Zellen kann später noch durch die beiden Kernreste angedeutet sein. Die zwei in der Cyste liegenden Zellen (Gametoblasten) teilen sich nun in 16 Zellen auf, 8 etwas größere Macrogameten und 8 Microgameten (Fig. 12 a u. b). Je ein Microgamet und ein Macrogamet copulieren dann miteinander, wobei auch die beiden Kerne miteinander verschmelzen (Fig. 12 b—e). Hierbei ist noch nicht ermittelt, wie die Reduktion der Gametenkerne sich vollzieht; mir scheint es das wahrscheinlichste, daß wie bei Rhizopoden (*Polystomella* [Schaudinn 1903], Radiolarien) in den beiden letzten Teilungsakten bei der Gametenbildung zugleich die Reduktion zu suchen ist. Jedenfalls kann das Ausstoßen einiger chromatischer Körner nicht ohne weiteres als Reduktion betrachtet werden. Wie ersichtlich, weist die Paedogamie von *Sphaeractinomyxon* eine weitgehende Übereinstimmung auf mit dem oben geschilderten paedogamen Befruchtungsvorgang bei *Plasmodiophora*.

Hieran schließen sich die Befruchtungsvorgänge bei den primitiven disporeen Myxosporidien an, die Awerinzew (1909) aufgedeckt hat bei *Ceratomyxa drepanopsettae*. Das jüngste von Awerinzew gefundene Stadium enthielt zwei sich teilende Kerne. Wie die weitere Entwicklung zeigt, entstehen daraus zwei somatische (sog. Restkerne) und zwei generative Kerne. Um letztere verdichtet sich eine Plasmamenge und so entstehen endogen im Innern des weiterlebenden, zweikernigen Myxosporids (Fig. 13 a) zwei generative Zellen (Gametoblasten), welche meistens schon sexuell differenziert sind, in einen Macro- und Microgametoblasten. Aus ihnen gehen durch nochmalige Teilung vier Zellen hervor, zwei kleinere Micro- und zwei Macrogametocyten. Nun wird in jeder Gametocyte auf bisher unbekannte Weise ein Reduktionskern (Fig. 13 c) gebildet, der später ins Plasma des somatischen Myxosporids ausgestoßen und dort resorbiert wird (Fig. 13 c—f). Die nun reifen Gameten copulieren hierauf paarweise miteinander zu zwei Zygoten (Fig. 13 d—f). Durch endogene Bildung von vier Gameten und paarweiser Copulation derselben kommt es somit innerhalb jedes Myxosporids zu einer zweifachen Befruchtung, die fraglos als eine Paedogamie (3. Grades) zu deuten ist.

Die nun folgenden komplizierten Vorgänge der Sporenbildung, wobei aus jeder Zygote eine Spore wird, hat für unser Problem keine Bedeutung; es sei nur erwähnt, daß die zusammengesetzte Cnidospore durch Abspaltung somatischer Zellen (zwei Schalenzellen und zwei Polkapselzellen) von der Zygote gebildet wird.

Die höheren polysporeen Myxosporidien zeigen nun in ihren Befruchtungsvorgängen die Überleitung zur Autogamie. Nach KEYSSELITZ (1908a) vollziehen sich die Vorgänge bei *Myxobolus pfeifferi*, dem Erreger bei Barbenseuche, folgendermaßen:

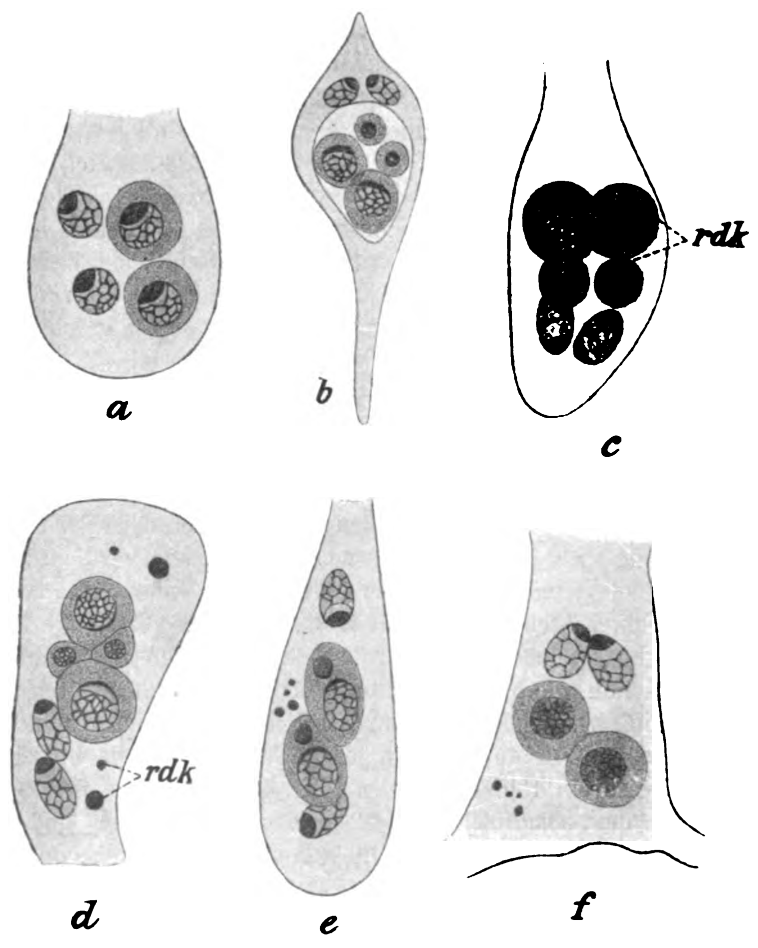


Fig. 13. Paedogamie von *Ceratomyxa drepanopsettae*.
a Myxosporid mit 2 somatischen Kernen und 2 Gametenbildungszellen; *b* letztere in 2 Micro- und 2 Macrogametocyten geteilt; *c* Bildung von Reduktionskernen (*rdk*) in den Gametocyten; *d—f* Copulation je einer Micro- und einer Macrogamete. Nach AWERINZEW 1908.

Zwei in dem vielkernigen Myxosporid entstandene Propagationszellen (Gametoblasten) legen sich nach vorausgegangener Vermehrung, und nachdem sie sich in eine kleine und eine große Zelle ge-

teilt haben (Fig. 14 a), aneinander. Dabei verschmelzen die kleinen Zellen und werden unter Zurückbleiben ihrer Kerne zur Bildung der erst später deutlicher werdenden Cyste verwandt, die die beiden größeren Zellen, die eigentlichen Gametoblasten umschließt (Fig. 14 b). So entsteht die Anlage des sog. Pansporoblasts der früheren Autoren, richtiger der Sporocyste, die in ihrer Entstehung mithin ganz den oben geschilderten Vorgängen bei Actinomyxidien entspricht. Offenbar sind diese Sporocystenzellen resp. Sporocystenkerne den somatischen Kernen von *Ceratomyxa* sowie den sog. Restkernen der

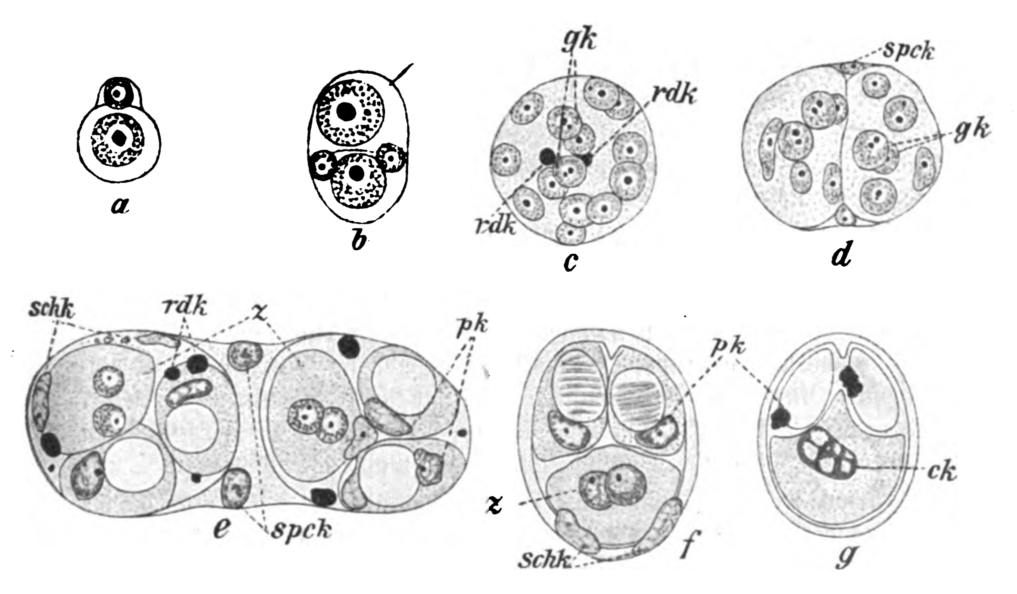


Fig. 14. Paedogamie von *Myxobolus pfeifferi*.
a Propagationszelle in eine kleine Sporocystenbildungszelle und eine Gametenbildungszelle geteilt; *b* Aneinanderlagern zweier derartiger Doppelzellen wie *a* zur Bildung des sog. Pansporoblasten; *c* Aufteilung der Gametenbildungszellen (Gametoblasten) in 12 Zellen (nur die Kerne sind zu sehen), darunter 4 Gameten (*gk*), die Reduktionskerne (*rdk*) ausgestoßen haben; *d* Verteilung der Zellen auf 2 Sporenanlagen, *spck* Sporocystenkerne; *e—f* Ausbildung der Sporen, *schk* Schalenkerne, *pk* Polkapselkerne, *z* Zygoten; *f* u. *g* Verschmelzung der Gametenkerne in der fertigen Spore. Nach KEYSSELITZ 1908.

übrigen Myxosporidien homolog. Die beiden Gametoblasten teilen sich nun in je 6 Zellen auf, von denen 2 nach Abtrennung von Reduktionskernen (*rdk*) als Gameten miteinander copulieren, so daß nun wieder ein 10-Zellenstadium vorliegt, wovon jedoch 2, die Zygoten, 2 Kerne besitzen (Fig. 14 c). Die 10 Zellen werden dann auf zwei

Gruppen verteilt, wovon jede 4 einfache Zellen und eine Zygote enthält (Fig. 14 d) und aus jeder Gruppe geht eine Spore hervor, wobei 2 Zellen zur Schalenbildung, 2 zur Polkapsel verwendet werden (Fig. 14 e, f). Erst in der fertig ausgebildeten Spore, meist sogar erst nach Entleerung der Sporen ins Wasser oder den Verdauungstrakt eines neuen Wirtes kommt der zweite Akt der Befruchtung. die Kernvereinigung zustande, indem die beiden Kerne in jeder Zygote (sog. Amöboidkeim der früheren Autoren) verschmelzen. Es handelt sich hierbei um ein langes Selbständigbleiben der beiden Gametenkerne, wie es ja von vielen anderen Objekten neuerdings bekannt ist.

Der Befruchtungsakt von *Myxobolus* erweist sich also wie bei *Ceratomyxa* als eine paedogame Copulation, allerdings nicht zweiten. sondern höheren Grades, da die somatischen Sporenzellen nicht nach, sondern vor der Copulation gebildet werden und offenbar den Gameten ursprünglich homolog sind (vgl. die Actinomyxidien). Daß sich die geschilderten Vorgänge an gesonderten Zellen abspielen. nicht nur an Kernen in einer gemeinsamen Plasmamasse, also nach unserer Nomenklatur keine Autogamie, sondern eine richtige Paedogamie vorliegt, kann man nach KEYSSELITZ nur am lebenden Objekt mit Sicherheit erkennen, weshalb auf seinen nach fixierten und gefärbten Präparaten hergestellten Abbildungen nichts davon zu sehen ist. Dies führt zur Annahme, daß die Paedogamie im Vergleich zu *Ceratomyxa* in einem Stadium der Rückbildung begriffen ist.

Den weiteren Schritt in dieser Rückbildung zeigt die direkt autogame Befruchtung von *Sphaeromyxa sabrazesi*, mit der SCHRÖDER (1907) zum erstenmal eine eingehende Myxosporidienbefruchtung geschildert hat. Nach SCHRÖDER weichen hierbei die Vorgänge in mancher Beziehung von *Myxobolus* ab, speziell was die Anlage der Sporocyste (Pansporoblast) anlangt. SCHRÖDER stellt es so dar, daß ein kleiner kompakter Kern in das Plasma der endogen entstandenen Propagationszelle hineinwandert, die nun zur Sporocyste (Pansporoblast) wird. Durch fortgesetzte mitotische Teilungen entstehen aus diesen beiden verschiedenen Kernen 14 gleichartige Kerne (Fig. 15 a). Darnach bildet sich die Cyste deutlicher aus, und die einheitliche Plasmamasse zerlegt sich in zwei Gruppen (die Sporenanlagen), von denen jede 6 Kerne enthält, während 2 von den 14 Kernen als sog. Restkerne frei im Innern der Cystenhülle liegen. Sie sind, wie schon oben ausgeführt, offenbar den Sporocystenkernen bei *Myxobolus*, sowie den somatischen Kernen des ganzen Myxosporids bei *Cerato-*

myxa homolog.[1]) Von den 6 Kernen jeder Sporenanlage kommen 2 den sich bildenden Polkapseln zu (Polkapselkerne *pk*), 2 sind Schalenkerne (*schk*) und werden bei der Bildung der Sporenschale verbraucht (Fig. 15c). Die 2 übrigen stellen die sog. Amöboidkeimkerne oder, wie wir sie jetzt besser nennen können, die Gametenkerne dar (*gk*), die wie bei *Myxobolus* nach Ausscheidung von Reduktionskernen (*rdk*)

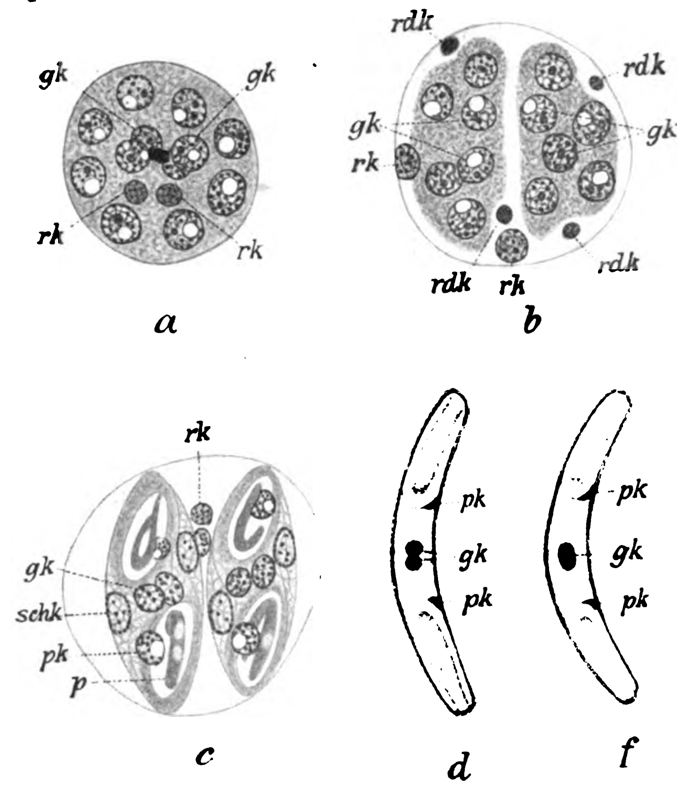


Fig. 15. Autogamie von *Sphaeromyxa sabrazesi*.
a sog. Pansporoblast mit 14 Kernen, wovon man sog. 2 Restkerne (*rk*) (som. Kerne) und je 2 Gametenkerne (*gk*) (sog. Amöboidkerne) unterscheiden kann; *b* Verteilung von je 6 Kernen auf 2 Plasmamassen, die Sporenanlagen, daneben die beiden Restkerne (*rk*) und 4 von den Gametenkernen (*gk*) gebildete Reduktionskerne (*rdk*); *c* Ausbildung der Sporen, *schk* Schalenkerne, *pk* Polkapselkerne, *gk* Gametenkerne. *rk* Restkerne; *d* u. *f* Copulation der Gametenkerne (*gk*) in der ausgebildeten Spore. Nach OL. SCHRÖDER 1907.

[1]) Das legt die Vermutung nahe, daß die sog. Restkerne auch hier in derselben Weise wie bei *Myxobolus* und *Sphaeractinomyxon* entstehen, womit natürlich auch die erste Anlage der Sporocyste in ähnlicher Weise wie nach KEYSSELITZ bei *Myxobolus* erfolgen müßte.

später in jeder der beiden Sporen zu einem Syncarion verschmelzen (Fig. 15 d, f). Wenn wir von den Differenzen bei der ersten Anlage der Sporocysten absehen, so besteht der einzige Unterschied zwischen den Vorgängen bei *Myxobolus* und *Sphaeromyxa* darin, daß bei *Sphaeromyxa* keine Zellteilungen mehr ausgeführt werden, sondern nur noch Kernteilungen, daß also mit anderen Worten aus der Paedogamie eine extreme Autogamie geworden ist. Die 3 bisher genauer untersuchten Myxosporidienarten stimmen somit in ihrer Befruchtung und Sporenbildung in den wesentlichsten Punkten überein.[1])

3. **Amöben und Flagellaten.** An die Befunde bei Myxosporidien mit ihrer paedogamen Doppelautogamie in jeder Sporocyste läßt sich am besten der interessante Befruchtungsvorgang von *Entamoeba coli* reihen, mit dessen Beschreibung Schaudinn (1903 b) zum erstenmal die extreme Autogamie kennen gelehrt hat. Die Autogamie vollzieht sich hier wie bei den früher geschilderten Amöben und Flagellaten innerhalb einer Cyste. Der in der Einzahl vorhandene Kern teilt sich in zwei (Fig. 16 a, b), die auf entgegengesetzte Seiten rücken. Dazwischen bildet sich im Plasma eine große Lücke (Fig. 16 c). Hierauf treten Chromidien aus den

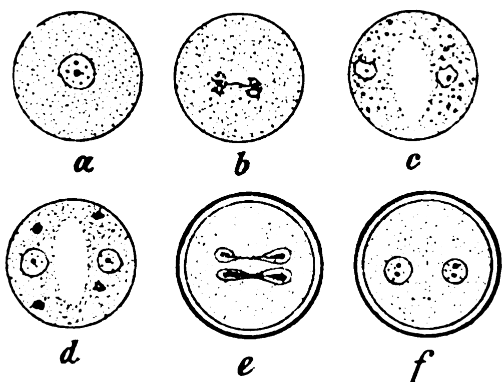


Fig. 16. Autogamie von *Entamoeba coli*. *a* Amöbe zu Beginn der Encystierung; *b* 1. Kernteilung in der Cyste; *c* Bildung von Chromidien und Andeutung der Zellteilung durch die Lücke; *d* Resorption der 4 Reduktionskerne; *e* 3. Teilung der Geschlechtskerne in je einen männlichen und weiblichen Gametenkern; *f* die Gametenkerne sind verschmolzen zu 2 Syncarien. Original. Halbschematisch.

[1]) Auf eine Differenz möchte ich hierbei noch aufmerksam machen, die bisher noch nicht berücksichtigt worden ist. Bei *Myxobolus* und *Sphaeromyxa* sind die 2 sog. Amöboidkeimkerne die Gametenkerne, die erst später copulieren. Nun beschreibt aber auch Awerinzew für *Ceratomyxa* 2 Kerne im Amöboidkeim, deren Entstehung und Bedeutung hierbei jedoch nicht aufgeklärt ist. Wenn sie, wie man bisher angenommen hat, den 2 Kernen im Amöboidkeim der übrigen Myxosporidien homolog sind, dann wären sie auch Gametenkerne, was aber mit den Befunden Awerinzew's in Widerspruch steht, da ja nach ihm bei der Gametencopulation auch schon die Caryogamie stattfindet. Vielleicht liegen die Verhältnisse ähnlich wie nach den neuen Untersuchungen von Claussen (1908) bei den Ascomyceten. (Näheres darüber p. 307). Dieser Punkt ist jedenfalls noch weiter aufzuklären.

Kernen aus und es bilden sich nach der Darstellung von Schaudinn aus den Chromidien neue Kerne. Nach meinen eigenen Erfahrungen scheinen mir jedoch die alten Kerne erhalten zu bleiben und die Chromidien rein somatischer Natur zu sein, wie das auch Wenyon (1907) für die verwandte *Entamoeba muris* beschreibt. Die beiden Kerne teilen sich nun zweimal und bilden je zwei Reduktionskerne, die entweder im Plasma resorbiert oder ausgestoßen werden (Fig. 16d). Soweit verläuft der Vorgang genau wie bei *Trichomastix* und ähnlichen Formen (siehe oben S. 279). Nun aber verschmelzen die reduzierten Kerne nicht, sondern teilen sich wie bei der Conjugation der Infusorien noch ein drittes Mal und zwar in einen männlichen und einen weiblichen Kern, von denen je der erstere auf die gegenüberliegende Seite rückt und nun erst mit dem zurückgebliebenen weiblichen zu einem Syncarion verschmilzt (Fig, 16e, f).

Wir haben also wie bei der Conjugation der Ciliaten sowie der oben geschilderten Befruchtung der Myxosporidien eine Doppelbefruchtung vor uns, weil zwei neue Kerneinheiten zugleich gebildet werden. Man kann in diesem Falle in dem Auftreten eines Spaltraumes in der Zelle zwischen den je einen Kern enthaltenden gegenüberliegenden Zellterritorien einen Beweis erblicken, daß bei der ersten Kernteilung noch eine Art Zellteilung angebahnt wird und nicht mithin eine richtige paedogame Autogamie vorliegt. Die beiden zu voller Ausbildung gelangten Geschwisterindividuen sind wie die conjugierenden Infusorien gewissermaßen als hermaphrodite Gametocyten zu betrachten. Erst nach den Reduktionsteilungen tritt die Sonderung in geschlechtlich differenzierte (männliche und weibliche) Kerne ein. Ganz nebensächlich für das uns hier beschäftigende Problem ist es, daß nach der Befruchtung die beiden Syncarien noch innerhalb der Cyste sich je zweimal teilen und so 8 Kerne aus sich hervorgehen lassen und entsprechend bei der Keimung 8 junge Amöben entstehen.

Einen ganz ähnlichen Verlauf der Autogamie hat kürzlich Wenyon (1907) bei der *Entamoeba muris* beschrieben. Es finden sich dabei nur geringe Abweichungen von den oben geschilderten Verhältnissen. Auch hier kommt es zu einer Doppelbefruchtung; doch wurde eine geschlechtliche Differenzierung der copulierenden Kerne nicht beobachtet.

Auch bei *Entamoeba ranarum* habe ich gelegentlich ähnliche Stadien einer vermutlichen Autogamie beobachtet. Doch könnte dieselbe sich auch in der Weise wie bei *Entamoeba tetragena* vollziehen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen sind noch zu lückenhaft, um

hier mitgeteilt zu werden. Von Dobell (1908b) wird das Vorkommen von Autogamie bei dieser Form verneint.

Als hervorstechendes Charakteristikum der hier besprochenen Vorgänge muß die Doppelbefruchtung angesehen werden, die — wie ausgeführt — der Doppelautogamie bei Myxosporidien und der Conjugation der Ciliaten gleicht, nur daß sie im Gegensatz zur letzteren an einem Individuum sich abspielt, also ein autogamer Befruchtungsvorgang ist. Schon der Doppelbefruchtung wegen muß man wohl annehmen, daß die erste Kernteilung eine unterdrückte Zellteilung vorstellt, also streng genommen noch eine Art versteckter Paedogamie vorliegt.

Auch die Autogamie der Flagellatengattung *Trichomonas* läßt sich meiner Meinung nach von Paedogamie ableiten. Für *Trichomonas intestinalis* hat Schaudinn (1903b) eine Isogamie angegeben. Es verschmelzen nach ihm zwei amöboid gewordene Flagellaten und encystieren sich. Die Kerne führen zwei Reduktionsteilungen durch und copulieren zu einem Syncarion. Bohne und v. Prowazek (1908) beobachteten dagegen bei derselben Art, sowie v. Prowazek (1904a)

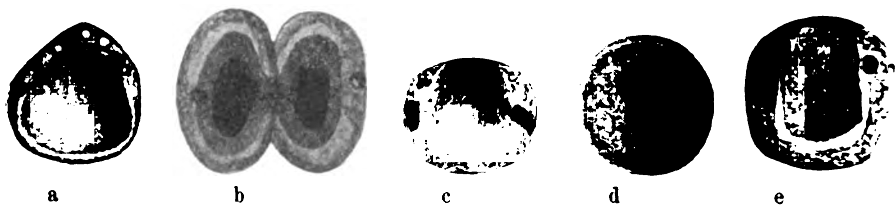


Fig. 17. Autogamie von *Trichomonas intestinalis*.
a erste Kernteilung in der Cyste, Bildung der Gametocytenkerne; *b* Teilung der Cyste in 2 Tochtercysten; *c* Cyste mit 2 reifen Gameten- und 4 Reduktionskernen; *d* Gametenkerne vor der Copulation; *e* Vermehrung der Kerne nach der Copulation. Nach Bohne und v. Prowazek 1908.

früher schon bei anderen Arten dieser Gattung autogame Vorgänge ganz nach dem Muster von *Trichomastix*, eine Beobachtung, die wir bestätigen können (Fig. 17a, c, d). Ein besonderes Interesse beansprucht nun aber die Tatsache, daß sich die Cyste auf dem Stadium, wo sie zwei Kerne (also Gametocytenkerne) aufweist, selbst noch teilen kann, sofern die Cystenmembran noch nachgiebig ist (Fig. 17b) (v. Prowazek, Ucke (1907) und Bohne u. v. Prowazek). Die *Trichomonas*-Zelle kann sich demnach fakultativ entweder noch in zwei Gametocyten teilen, oder aber direkt der Autogamie unterliegen. Das weist unbedingt auf die Deutung dieser Autogamie als rückgebildeten paedogamen Befruchtungsvorgang hin.

Da die oben beschriebene Autogamie von *Trichomastix* mit der von *Trichomonas* vollkommen übereinstimmt, beide Flagellatengattungen zudem sehr nahe verwandt sind, so ist es in hohem Grade wahrscheinlich, daß auch die isoliert stehende Autogamie der ersteren Form von rückgebildeter Paedogamie herzuleiten ist.

b) Protophyten.

Von Protophyten ist mir nur ein einziges Beispiel bekannt, das man als paedogame Autogamie deuten kann, und zwar bei den Diatomeen, wo die Dinge allerdings bisher anders ausgelegt wurden. Bei den Diatomeen finden sich verschiedene Arten der Befruchtung, die wie meist angenommen (man vergleiche hierzu die Ausführungen von Oltmanns (1904) in seinem Algenwerke) als verschiedenartige Rückbildungen eines Haupttypus aufzufassen sind und bis zum vollen Verlust der Befruchtung (Apomixis) führen.

Als ursprünglicher Typus der Befruchtung bei Diatomeen gelten die Vorgänge, wie sie sich bei der Gattung *Rhopalodia* finden, welche durch Klebahn's (1896) Untersuchungen genauer bekannt sind. Sie vollziehen sich in der Weise, daß zwei Individuen sich aneinanderlegen, jedes Individuum sich in zwei Zellen, die Gameten, teilt und je zwei von verschiedenen Individuen stammende Gameten gegenseitig verschmelzen. Dadurch entstehen zwei Zygoten, die sich hierauf zu den sog. Auxosporen umwandeln. Hervorgehoben sei noch, daß in jeder Gamete der Kern sich vor der Befruchtung nochmals geteilt hat, wovon einer als sog. Kleinkern allmählich resorbiert wird, während der Großkern den eigentlichen Gametenkern darstellt. Viele Forscher erblicken in dem Kleinkern einen Reduktionskern, während Oltmanns ihn nur als einen rückgebildeten Gametenkern auffaßt, eine Auffassung, die übrigens nicht, wie Oltmanns meint, den Charakter eines Reduktionskernes ausschließt; sind doch auch die Reduktionskörper der Metazoen nur rückgebildete Gameten.

Bei einer anderen Diatomee, der *Achnantes subsessilis*, die Karsten (1896) untersucht hat, unterbleibt das Aneinanderlagern zweier Individuen bei der Auxosporenbildung, doch vollzieht sich die Teilung der Zelle in zwei Gameten und die Bildung eines Gameten und eines Reduktionskernes in jeder derselben in der gleichen Weise wie bei *Rhopalodia*, aber nun verschmelzen die beiden Schwestergameten direkt miteinander (Fig. 18, *5*, *6*). Durch Unterbleiben der gegenseitigen Befruchtung kommt es also bei *Achnantes* zu einer Paedogamie ersten oder, mit Berücksichtigung der Rednktionskerne, zweiten Grades.

Den weiteren Grad der Rückbildung zeigt ebenfalls nach Untersuchungen von KARSTEN *Synedra affinis* (Fig. 18, *1—4*). „Hier teilt sich die Zelle unter Sprengung des Panzers der Länge nach in zwei Hälften (Fig. 18, *1*, *2*). Eine Copulation findet nicht statt, vielmehr streckt sich jede der beiden Zellen bedeutend rasch in die

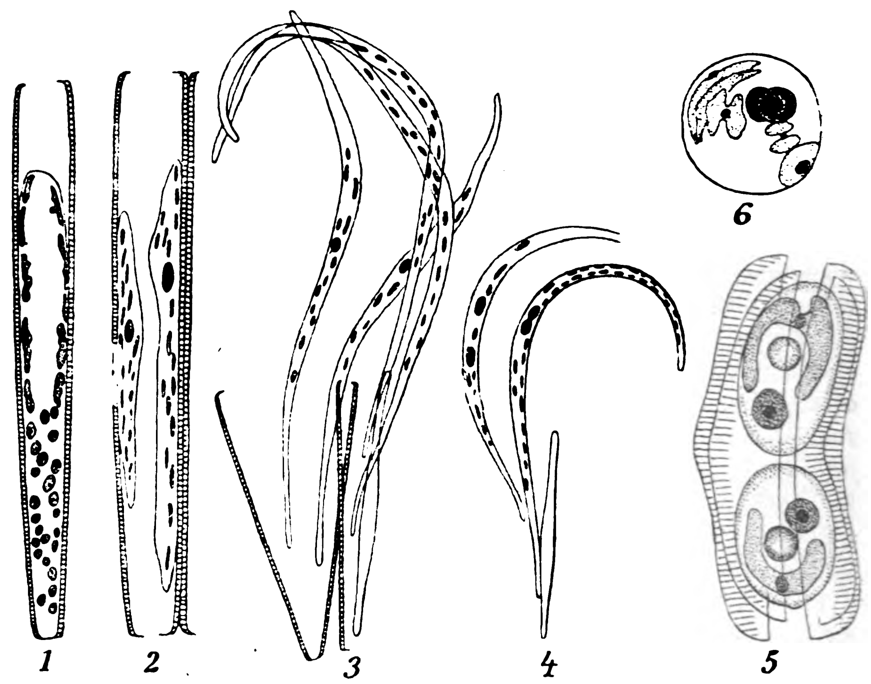


Fig. 18. Paedogamie und Autogamie bei Diatomeen.
1—4 *Synedra affinis* in verschiedenen Stufen der Auxosporenbildung (Autogamie). *1* Erste Kernteilung in der Diatomee; *2* Teilung in zwei einkernige Zellen (Gameten); *3* dieselben wachsen zu Auxosporen aus: *4* in jeder Gamete sind durch nochmalige Kernteilung 2 Kerne entstanden (links), die hierauf sofort wieder verschmelzen (rechts). *5*, *6* Paedogamie bei *Achnantes subsessilis*. *5* Die Diatomee in 2 Gameten geteilt, von denen jede einen Großkern (Gametenkern) und einen Kleinkern (Reduktionskern) enthält; *6* Copulation der beiden Gameten (Schwesterzellen).
Nach KARSTEN aus OLTMANNS 1904.

Länge und wird direkt zur Auxospore (Fig. 18, *3*). Jede Auxospore enthält einen Zellkern, doch treten während der Streckung der ersteren in dem Kern, der auch seinerseits etwas gestreckt wird, zwei Nucleolen auf und bisweilen sah KARSTEN ihn sogar in zwei Kerne zerfallen (Fig. 18, *4*), die sich später aber wieder vereinigen" (OLTMANNS 1904, p. 126).

Da die beiden Kerne in einer Diatomeengamete als Kerne einer

zweiten unterbliebenen Zellteilung (rückgebildete Gametenbildung) aufzufassen, mithin in nuce in jeder Gamete zwei Gameten enthalten sind, so kann man unbedingt in der Teilung und Vereinigung der beiden Kerne bei der Auxosporenbildung von *Synedra* eine Autogamie und zwar eine paedogame Autogamie erblicken. Andererseits kann man, falls man hierbei mehr Gewicht auf den Charakter der zur Auxospore werdenden Zelle als Gamete legt — und dieser Charakter ist meiner Meinung nach wenigstens im vorliegenden Falle nicht abzuleugnen — diesen Vorgang als Parthenogamie in dem früher gegebenen Sinne bezeichnen. Das Beispiel zeigt eben, wie paedogame Autogamie und Parthenogamie ineinander übergehen. Jedenfalls aber liegt im Gegensatz zu der bisherigen Auffassung der botanischen Autoren in diesem Falle weder eine Apogamie (Oltmanns, Karsten) noch eine Parthenogenese (Lotsy 1907), sondern eine echte Autogamie vor.

Bei anderen Diatomeen handelt es sich dagegen tatsächlich um einen vollkommenen Verlust der Befruchtung, wie z. B. bei *Rhabdonema arcuatum* und *adriaticum*, *Melosira* und anderen, also um echte Apomixis, wobei man nur zweifeln kann, ob man sie als Parthenogenesis [1]) oder als Apogamie bezeichnen soll. [2])

Wir finden somit in der Gruppe der Diatomeen sämtliche Stadien der Rückbildung einer amphimiktischen Befruchtung über Paedogamie und Autogamie bis zur Apomixis.

IV. Parthenogamie.

Bei dem Beispiel von *Synedra affinis* konnte man in Zweifel sein, ob man hier von paedogamer Autogamie oder von Partheno-

[1]) Bei der Gattung *Rhabdonema* halte ich dies wegen der Bildung von 2 Auxosporen, was bei *Rh. adriaticum* wenigstens durch Bildung eines rudimentären Kernes angedeutet ist, für das wahrscheinlichste.

[2]) Andererseits kann aber nicht jede Auxosporenbildung bei Diatomeen, bei der sich keine Andeutung eines rückgebildeten Befruchtungsvorganges in der Auxosporenbildung findet, als Apogamie angesprochen werden. Denn wie die Befunde von Karsten (1904) an *Corethron valdiviae* zeigen, scheint noch ein ganz anders verlaufender Befruchtungsvorgang bei Diatomeen (Planktonformen) vorzukommen, nämlich eine Copulation von Micro-Isogameten. Da bei denselben Formen außerdem noch eine Auxosporenbildung sich findet, so geht daraus hervor, daß die Auxospore eine Bildung sui generis ist (wie etwa eine Protozoencyste) und nur gewissermaßen zufällig bei den oben besprochenen Formen mit der Befruchtung zusammenfällt. Keinesfalls kann die Auxosporenbildung von *Corethron valdiviae*, falls sich die Befunde von Karsten bestätigen, als Parthenogenesis bezeichnet werden, wie das Lotsy (1907) tut.

gamie reden soll. Wenn man streng an der Auffassung von Parthenogamie resp. Parthenogenese festhält, die Winkler (1908) meiner Meinung nach mit vollem Recht gegen Strasburger vertritt, so müßte man schon bei *Synedra* von Parthenogamie sprechen. Wie der Vergleich mit anderen Diatomeen lehrt, vollzieht sich nämlich der Ersatz der unterbliebenen Copulation an einer typischen, ausgebildeten Gamete. Wenn eine Gamete (sei es nun eine Isogamete oder ein typisches Ei), die doch für eine amphimiktische Befruchtung ausgebildet ist, sich ohne diese Befruchtung weiterentwickelt, dann handelt es sich um eine Parthenogenese, einerlei ob die Chromosomenzahl reduziert ist oder nicht. Wenn man auf klare Begriffe Wert legt, muß man unbedingt an dieser Definition, die auch Winkler energisch und mit guten Gründen vertritt, festhalten. Vielfach findet aber, wie bei einer extremen Autogamie, in der Eizelle (resp. Gamete) ein voller Ersatz für die Befruchtung statt. Solche automiktischen Befruchtungsvorgänge nennen wir Parthenogamie (Parthenomixis Winkler). Selbstverständlich ist eine Parthenogamie nur möglich, wenn entweder die weibliche Zelle vielkernig, also kein Ei, sondern ein Oogonium, Macrogametangium ist, wie das bei dem von uns als Gametangiencopulation bezeichneten Befruchtungsvorgang der Fall ist, oder wenn das Ei noch nicht reduziert, also kein Reifei (Macrogamet), sondern eine Oocyte, Macrogametocyte ist. Da bei den meisten Pflanzen die Reduktion schon im Sporophyten resp. direkt bei der Keimung der Zygote (*Spirogyra* usw.) stattfindet, so werden diese letzteren, bisher noch sehr seltenen Fälle mehr bei tierischen Organismen und eventuell bei einigen Algen und Pilzgruppen zu finden sein. Da übrigens, wie schon oben erwähnt wurde, die Richtungskörper der Metazoeneizelle, sowie die Reduktionskerne der Protistengameten, als abortive Eier, resp. abortive Gameten aufzufassen sind, wie das zuerst von Bütschli (1885) ausgeführt wurde, so läßt sich damit indirekt die Parthenogamie gleichfalls wie die paedogame Autogamie auf einen paedogamen Befruchtungsvorgang zurückführen.

a) Protozoen.

Automiktische Vorgänge bei zweifellos parthenogenetischer Entwicklung hat zuerst Schaudinn (1904) bei *Haemoproteus noctuae* beschrieben. Bei diesem interessanten Blutparasiten der Eule gibt es eine typische Oogamie, die normalerweise nur im Körper des Überträgers, der Stechmücke *Culex*, zustandekommt. Im Blut des

Vogels wie im Körper der Mücke finden sich indifferente, männliche (Microgametocyten) und weibliche (Macrogametocyten) Parasiten, von denen jedoch nach einer akuten Infektion nur die letzteren übrig bleiben. Durch uns vorderhand unbekannte physiologische Bedingungen (z. B. bei einer Schädigung des Wirtes) kommt es zu einer parthenogenetischen Entwicklung der Macrogametocyten, wodurch die Recidive der Krankheit entstehen. Dabei spielen sich merkwürdige Kernvorgänge in der Macrogametocyte ab, die sich als automiktische Befruchtung erweisen.

Die Haemoprotiden sind wie die nahe verwandten Trypanosomen zweikernige Zellen mit einem Hauptkern und einem lokomotorischen Kern (Blepharoplast). Nur die Zygote hat einen Kern, der aber aus zwei ineinandergeschachtelten Kernen besteht. Bei den geißellosen Macrogametocyten liegt der lokomotorische Kern dem Hauptkern dicht an (Fig. 19a). Zunächst teilt sich der Hauptkern heteropol, wodurch ein zweiter, blepharoplastartiger kleiner Kern entsteht (Fig. 19b). Die beiden kleinen Kerne teilen sich zweimal und bilden so je zwei Reduktionskerne, die resorbiert werden (Fig. 19c). Alsdann rücken sie von entgegengesetzten

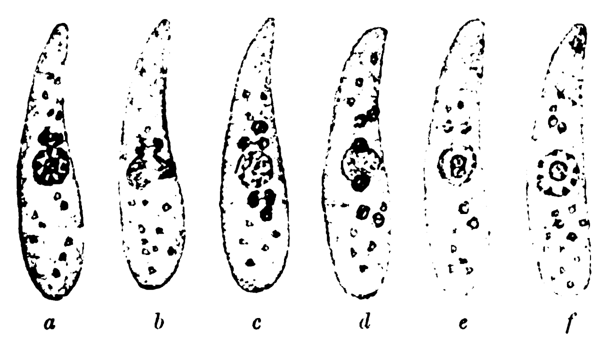


Fig. 19. Parthenogamie von *Haemoproteus noctuae*.
a Macrogametocyt mit Hauptkern und lokomotorischem Kern (Blepharoplast). *b* Bildung eines 2. kleinen Kernes (Blepharoplasten) und 1. Reduktionsteilung des alten Blepharoplasten; *c* u. *d* Bildung je zweier Reduktionskerne; *d*—*f* Hineinrücken der kleinen reduzierten Kerne in den Hauptkern und deren Verschmelzung. Nach Schaudinn aus Hartmann 1907 a.

Seiten aus in den Hauptkern hinein und verschmelzen miteinander (Fig. 19d). Auf diese Weise entsteht wie bei der normalen Copulation eine einkernige Zelle, Copula, mit einem sog. Amphicaryon. Nach Schaudinn entwickelt sich hieraus ein Flagellatenstadium, das durch agametische Längsteilung eine reichliche Vermehrung und dadurch das Recidiv hervorruft.

Die an den Kernen sich abspielenden Vorgänge zeigen vollständige Übereinstimmung mit vielen der oben geschilderten autogamen Befruchtungsvorgänge, z. B. dem von *Trichomastix*. Der Hauptunterschied liegt in der durch die Organisation der Binucleatenzelle bedingten Doppelkernigkeit, sowie darin, daß sich die Vorgänge eigentlich nur an dem lokomotorischen Kern abspielen. Weil dabei aber die Zelle eine typisch ausgebildete Macrogametocyte ist, so liegt eine Parthenogamie in dem oben definierten Sinne vor.

Auch die parthenogenetische Entwicklung der Macrogametocyten bei der menschlichen Malaria, wodurch die Malariarecidive erzeugt werden, soll nach einer kurzen Notiz von Schaudinn (1904), nicht wie er früher angegeben, eine einfache Parthenogenesis, sondern ein durch Autogamie komplizierter Vorgang sein (Parthenogamie). Es wäre biologisch von hohem Interesse, diese Vorgänge, die sich eventuell auch bei anderen recidivierenden Protozoenkrankheiten (Trypanosomen, Piroplasmen) finden, sowie ihre physiologischen Bedingungen weiter zu erforschen.

Moore und Breinl (1908) haben zwar neuerdings für verschiedene Trypanosomenarten im Blut der Wirbeltiere Vorgänge beschrieben und dieselben als Autogamie gedeutet, doch sind ihre Angaben nicht beweisend. Nach ihnen soll vom Blepharoplast (lokomotorischen Kern) aus ein Kernstab zum Hauptkern wachsen und schließlich die beiden Kerne miteinander verschmelzen. Selbst wenn der Vorgang in der Weise, wie ihn die englischen Autoren schildern, richtig wäre, wogegen schon der Nachweis Swellengrebel's (1908), daß der sog. Kernstab aus Volutin besteht, spricht, so könnte es sich doch auf keinen Fall hierbei um eine Autogamie handeln. Denn die beiden Kerne (Hauptkern und Blepharoplast) sind ja keine Gametenkerne, sondern physiologisch verschiedene Kerne einer einwertigen Zelle: das Hineinwandern des Blepharoplasten in den Hauptkern kann daher nur als Entdifferenzierung gedeutet werden, wofür schon der Umstand spricht, daß dasselbe nach eigenen Beobachtungen (Hartmann 1907b) auch bei den ungeschlechtlichen Formen (Schizonten) von *Proteosoma* (Vogelmalaria) vorkommt.

Dagegen würde es sich um Autogamie, und zwar um Parthenogamie handeln, falls sich die merkwürdigen Entwicklungsvorgänge bestätigen, die kürzlich Neresheimer (1908) bei dem auf der Haut von Fischen parasitierenden Infusor *Ichthyophthirius* beschrieben hat. Das ziemlich große Tier encystiert sich und teilt sich, wie lange bekannt, innerhalb der Cyste in eine große Anzahl von kleinen Individuen auf. Noch vor den letzten Teilungen wird aus dem bisher in

der Einzahl vorhandenen Kern der für die Ciliaten charakteristische Micronucleus durch heteropole Teilung oder Knospung gebildet (Fig. 20 a). Nach Beendigung der Zellteilungen teilt sich der Micronucleus wie sonst bei der Conjugation der Ciliaten zweimal, wodurch 3 Reduktionskerne und ein Geschlechtskern entstehen (Fig. 20 b). Dadurch, daß der letztere noch eine dritte Teilung durchführt, erhalten die aus der Cyste ausschwärmenden Individuen

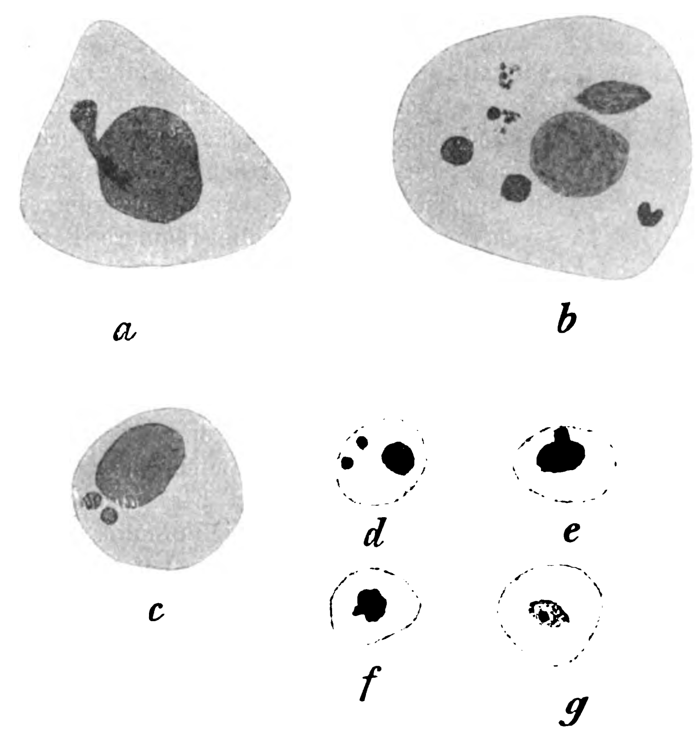


Fig. 20. Autogamie (Parthenogamie) von *Ichthyophthirius*.
a Bildung des Micronucleus; *b* Tier mit 3 Reduktionskernen und der 3. Mitose des Micronucleus; *c* Tier mit männlichem und weiblichem Micronucleus aus der Fortpflanzungscyste; *d* desgl. aus der Haut eines frisch infizierten Fisches; *e*—*g* Copulation der Micronuclei (Gametenkerne) und Einwandern in den Macronucleus. Nach Neresheimer 1908.

einen Macronucleus und 2 Micronuclei, die wohl dem männlichen (Wanderkern) und weiblichen (stationären) Kern der anderen, conjugierenden Ciliaten entsprechen (Fig. 20 c). Neresheimer konnte nun aber keine Conjugation dieser Geschlechtsindividuen oder Gametocyten beobachten, dagegen fand er in der Haut frisch infizierter

Fische dieselben Formen (Fig. 20 d) und sah dabei eine Verschmelzung der Micronuclei (Fig. 20 e) und hierauf ein Hineinwandern des Copulationskernes in den Macronucleus (Fig. 20 f, g).

Natürlich besteht die Möglichkeit, daß Neresheimer trotz eifrigen Suchens eine richtige Conjugation entgangen ist. Falls aber, wie wahrscheinlich, seine Deutung richtig ist, dann liegt hier fraglos eine Parthenogamie vor, da die betreffenden Formen, bei denen die Caryogamie stattfindet, Geschlechtsformen und zwar Gametocyten darstellen.

Wir sind gewöhnt, in dem Entwicklungsgang eines Organismus stets nur eine Art der Befruchtung anzutreffen; nur Rückbildungen dieses speziellen Befruchtungsaktes wie Paedogamie (*Mougeotia*, *Actinosphrys*), Parthenogenese (resp. Parthenogamie) usw. können außerdem im Entwicklungscyclus eines Organismus eingeschoben sein und bis zu einem gewissen Grade die reguläre Befruchtung ersetzen. Nun findet sich auch bei manchen Protozoen Copulation, und zwar Iso- resp. Anisohologamie neben echter Autogamie. Man wird somit wohl berechtigt sein, in all diesen Fällen die letztere als Parthenogamie anzusprechen.

Wenn wir unter den Protozoen nach dem gleichzeitigen Vorkommen von Autogamie und Copulation bei derselben Species Umschau halten, so finden wir zwei Fälle, nämlich bei *Bodo lacertae*, die v. Prowazek (1904 a) untersuchte, und bei *Lamblia*, von der kurze Mitteilungen von Schaudinn (1903), sowie Bohne u. v. Prowazek (1908) vorliegen und die ich gemeinschaftlich mit Herrn Bensen eingehender untersucht habe.

Der *Lamblia* benannte Darmflagellat ist nach meinen noch unveröffentlichen und nicht beendeten Untersuchungen nur die Geschlechtsform eines anderen Darmflagellats, des *Hexamitus* (*Octomitus*) *intestinalis*. Die Vermehrung geschieht nur im *Hexamitus*-Stadium.[1]

[1] Die Auffassung, daß die Gattung *Lamblia* nur die Geschlechtsform der Gattung *Hexamitus* (*Octomitus*) ist, habe ich beim Studium der betreffenden Parasiten aus dem Dünndarm der Maus gewonnen. Bei Beginn einer Infektion findet man fast nur *Hexamitus*, später überwiegen dann die Lamblien immer mehr. Meist trifft man *H.* und *L.* gemischt und man kann dann öfters Übergangsformen zwischen beiden finden. Die für *Lamblia* charakteristische Anordnung der Geißeln und Fibrillen wird durch Verschiebung der ursprünglichen 6 Vordergeißeln nach rückwärts und teilweise Verklebung derselben mit dem Körper erreicht. Auch der Umstand, daß man bei der *Hexamitus*-Form häufig Teilungen und nie Befruchtungsvorgänge, umgekehrt bei der *Lamblia*-Form stets Befruchtung und nie Teilungen findet, spricht ganz für meine Auffassung. Eine ausführliche Darstellung der ganzen Entwicklung wird eine spätere Publikation bringen.



Bei der menschlichen *Lamblia* encystieren sich 2 Lamblien (Gametocyten) gemeinsam und copulieren, wie schon SCHAUDINN (1908) kurz angegeben und BOHNE u. v. PROWAZEK (1908) neulich bestätigt haben (Fig. 21 a). Die genaueren Kernvorgänge sind noch nicht erforscht, ich habe bisher nur eine zweimalige Reduktionskernteilung in jedem der 4 Kerne (jede *Lamblia* enthält zwei homologe Kerne) beobachtet, von denen je 2 allmählich zugrunde gehen. BOHNE und v. PROWAZEK, und vor ihnen andere Beobachter, fanden gelegentlich auch Encystierung von einzelnen Individuen. WENYON (1907) hat diese Einzelcysten bei der Maus-*Lamblia*(Fig. 21 b), die nach BENSEN (1908) eine besondere Art ist, für Vermehrungscysten gehalten. Ich habe dagegen Reduktionsteilungen und teilweise Kernverschmelzungen darin beobachtet, aber infolge der vielen Kerntrümmer und Fibrillenreste bisher leider noch keine volle Klarheit darüber gewinnen können, zwischen welchen Kernen sich die Caryogamie abspielt. Jedenfalls scheinen mir aber die bisher vorliegenden Resultate schon zu genügen, um festzustellen, daß neben der Copulation (Isohologamie) auch Parthenogamie vorkommt. Interessant ist, daß bei der *Lamblia muris* nur Autogamiecysten, keine Copulationscysten gefunden werden. Wir haben also bei dieser Art nur noch eine Autogamie, und zwar eine automiktische Befruchtung, die, wie der Vergleich mit der menschlichen *Lamblia* zeigt, sich an nicht zur Copulation gelangenden Gametocyten abspielt, also eine Parthenogamie.

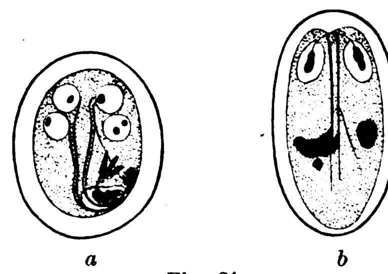


Fig. 21.
a Copulationscyste von *Lamblia intestinalis*; *b* Autogamiecyste von *Lamblia muris*. Original.

Sehr selten wurde von v. PROWAZEK (1904 a) bei *Bodo lacertae* eine anisogame Copulation beobachtet, wobei ein größeres und kleineres Individuum sich aneinanderlegten, gemeinsam encystierten und dann unter Reduktion ihrer Kerne copulierten (Anisohologamie). Die gewöhnliche Art der Befruchtung ist dagegen eine Autogamie, die ebenfalls in einer Cyste verläuft, in ähnlicher Weise wie bei *Trichomastix* usw. Bei *Bodo* kommt nur noch eine Komplikation hinzu, indem vorher eine Differenzierung in somatischen und generativen Kernanteil auftritt, wobei sich der ursprüngliche Kern auflöst, nachdem aus ihm ein neuer Geschlechtskern hervorgegangen (Fig. 22 a—i). An letzterem spielen sich die Vorgänge genau so ab wie z. B. bei

Trichomastix (Fig. 20c—h). Damit scheint mir auch hier gerechtfertigt, diese Autogamie als Parthenogamie anzusprechen.[1])

Eine echte Parthenogenese kommt noch bei der von Hartmann und Nägler (1908) beschriebenen zweikernigen *Amoeba diploidea* vor, indem in der Copulationscyste der eine Copulant degeneriert. Vielleicht ist auch sie mit Autogamie verbunden, was wir leider bisher noch nicht sicherstellen konnten.

Selbstredend können automiktische Prozesse ebensogut an männlichen wie an weiblichen Gameten vorkommen, wie ja auch Parthenogenese bei Microgameten (z. B. verschiedenen Algen) sich

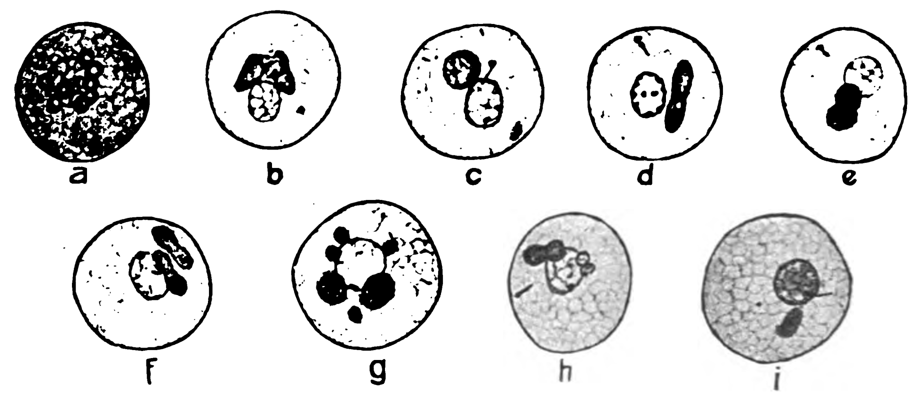


Fig. 22. Autogamie von *Bodo lacertae*.
a Austreten des Geschlechtschromatins aus dem Kern in Form von Bläschen; *b* u. *c* Zusammenfließen der Bläschen und Abrundung zum Geschlechtskern; *d* u. *e* Teilung in 2 Gametocytenkerne; *f* u. *g* Bildung je zweier Reduktionskerne. die wie der somatische Kern resorbiert werden; *h* u. *i* Copulation der reduzierten Gametenkerne. Nach v. Prowazek aus Hartmann 1907.

findet, wofür v. Prowazek (1904b) den Ausdruck Etheogenese verwendet. In der Tat hat v. Prowazek (1904b) bei *Herpetomonas* sowohl eine Parthenogenese sowie eine Etheogenese mit automiktischen Kernvorgängen beschrieben. Leider sind nach der vorläufigen Mitteilung von v. Prowazek die Vorgänge noch nicht absolut sichergestellt und es wäre von großer Wichtigkeit, diese interessanten Angaben weiter zu verfolgen.

Überhaupt wäre es wünschenswert, im Hinblick auf dabei statt-

[1]) Dobell (1908) bestreitet in einer soeben erschienenen Mitteilung die Zugehörigkeit der von Prowazek beschriebenen Autogamiecysten zu *Bodo* und deren Deutung als Autogamie, wie mir jedoch scheint mit Unrecht. Die Zugehörigkeit der Prowazek'schen Cysten zu *Bodo* ergibt sich schon aus dem Vorhandensein des Basalkörpers in der Cyste (siehe Fig. 22a—e u. h).



findende oder eventuell rückgebildete Befruchtungsvorgänge nicht nur möglichst viel parthenogenetisch sich entwickelnde Gameten bei Protisten zu studieren, sondern auch das Studium parthenogenetisch sich entwickelnder Eier unter diesem Gesichtspunkt wieder aufzunehmen. In diesem Zusammenhang sei kurz noch auf den einzig bekannten Fall bei Metazoen hingewiesen, der als Parthenogamie gedeutet werden kann.

Nach den Untersuchungen von Brauer (1894) kommen bei der Parthenogenese von *Artemia salina* zwei Modifikationen vor. Entweder wird nur ein Richtungskörper ausgebildet und die Chromosomenreduktion unterbleibt dadurch. Das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei ist also eine Oocyte zweiter Ordnung und besitzt doppelte Chromosomenzahl (diploide Parthenogenesis nach unserer Nomenklatur). Im anderen Falle werden zwei Richtungskörper gebildet und die Chromosomenzahl halbiert; jedoch verschmilzt das zweite Richtungskörperchen, also die Schwesterzelle, sofort wieder mit dem reifen Ei und so kommt die diploide Zelle wieder zustande. Hierin kann man einen automiktischen Befruchtungsvorgang erblicken, und zwar eine Parthenogamie. Auch hier tritt ganz deutlich die enge Beziehung zur Paedogamie zutage, da die copulierenden Zellen, Reifei und zweiter Richtungskörper, Tochterzellen sind.

b) Protophyten.

Unter ihnen sind mir nur von Pilzen Fälle bekannt, die als Parthenogamie zu deuten sind, und zwar handelt es sich meist um rückgebildete Gametangiencopulation. Ein Fall, bei *Entomophthora gloeospora*, einer Zygomycete, ist zudem noch unsicher.

Die normale geschlechtliche Fortpflanzung der Zygomyceten besteht bekanntlich darin, daß an benachbarten Myceliästen Fortsätze gebildet werden, an deren Spitze vielkernige Zellen abgeschnürt werden (also Gametangien, nicht Gameten, wie sie meist genannt werden), die sich paarweise berühren und copulieren. Es entsteht eine dickwandige Zygospore, in der die zahlreichen Kerne nach Dangeard (1906) paarweise verschmelzen, also eine Massencopulation, die wir in unserer Übersicht der Amphimixis als Gametangiencopulation bezeichnet haben. Bei vielen anderen Zygomyceten kommen nun Azygosporen vor, d. h. nur ein Gametangium wird zur Spore. Vuillemin (1900) gibt an, in den Azygosporen von *Entomophthora gloeospora* Kernverschmelzungen beobachtet zu haben, was allerdings Olive (1906) bestreitet. Sollte Vuillemin recht haben, dann handelt es sich hier um eine Parthenogamie in dem definierten Sinne.

Die weiteren Beispiele finden sich bei den Ascomyceten. Bekanntlich sind neuerdings bei einer Anzahl von Ascomyceten unter Anwendung moderner cytologischer Methoden Befruchtungsvorgänge nachgewiesen und so die alte Streitfrage zugunsten de Bary's entschieden worden. Auf der anderen Seite gibt es aber auch sichere Apomixis bei einigen Formen. Dazwischen finden sich Formen mit verschiedenartiger Rückbildung der ursprünglichen Sexualität, darunter auch Parthenogamie und Pseudogamie. Man kann, wie Winkler (1908 p. 25) schreibt, „eine Stufenleiter aufstellen, in der von Formen, bei denen die Sexualorgane noch anscheinend typisch ausgebildet aber nicht mehr funktionsfähig sind, bis zu andern, bei denen sie völlig verschwunden sind, alle Zwischenstufen vorhanden sind".

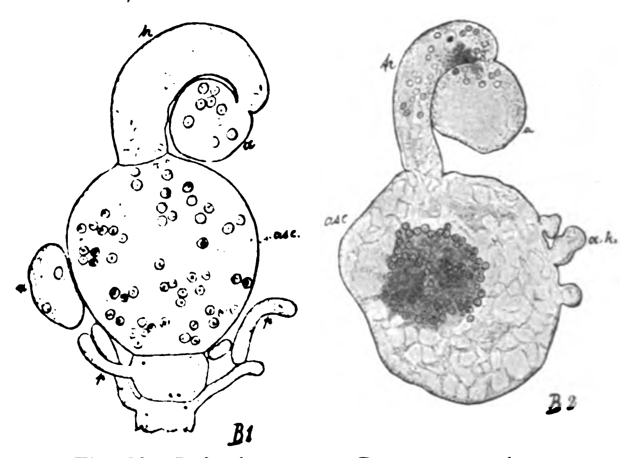


Fig. 23. Befruchtung von *Pyronema confluens*.
B_1 Antheridium (*a*) und Ascogon (*asc*) (Oogon) im Längsschnitt. Die Wand zwischen Antheridium und Trichogyne (*tr*) ist aufgelöst; die Trichogynkerne als desorganisierte Reste noch erkennbar; *p* hüllbildende Hyphen; B_2 die Wandung zwischen der Trichogyne (*tr*) und dem Oogon (Ascogon *asc*) ist aufgelöst; die männlichen Kerne auf der Wanderung zum Ascogon; *ah* ascogene Hyphen.
Nach Harper aus Winkler 1908).

Betrachten wir zunächst einen Fall mit typischer Sexualität. Als Beispiel mag *Pyronema confluens* dienen. Hier kommen vielkernige männliche Gametangien, Antheridien, und ebenso weibliche Oogonien vor (meist Ascogon genannt) (Fig. 23 B_1). Als Zwischenzelle, durch welche die Copulation ermöglicht wird, sitzt auf dem Oogon die sog. Trichogyne, deren Kerne degenerieren. Nach Auflösung der Zellwand zwischen Antheridium und Trichogyne wandern die männlichen Gametenkerne durch die Trichogyne in das Oogon, wo sie sich paarweise aneinanderlegen (Fig. 23 B_2). Wie Claussen (1908)

neuerdings gezeigt hat, verschmelzen aber die Kerne nicht, wie früher angegeben wurde (HARPER (1900), CLAUSSEN usw.), sondern werden unverschmolzen durch die ascogenen Hyphen durchgeführt, um erst im jugendlichen Ascus, vor der Ascussporenbildung, die mit Reduktion (Tetradenteilung) verbunden ist, zu fusionieren. Durch CLAUSSEN's neue Beobachtung ist nun auch die viel diskutierte Frage der scheinbar zweimaligen Kernfusion erledigt. Es handelt sich nur um einen einzigen Befruchtungsvorgang, und zwar eine anisogame Gametangiencopulation, wobei nur die Gametenkerne bis ans Ende der diploiden Generation gesondert bleiben.

Bei einer anderen Form, *Lachnea stercorea* (PERS.), die FRASER (1907) näher untersucht hat, kommt ein vielkerniges Oogon, eine Trichogyne, die 4—6 zellig ist, und ein Antheridium zur Ausbildung, wobei das letztere mit der Trichogyne gelegentlich verschmilzt. „Da aber seine (des Antheridiums) Kerne doch nicht in das Ascogon gelangen und überdies die Antheridien häufig nicht gut ausgebildet erscheinen, kann man in diesem Verhalten keinen normalen Sexualvorgang erblicken. Als Ersatz für die ausbleibende Befruchtung verschmelzen nun hier die Ascogonkerne paarweise unter sich" (WINKLER (1908) p. 28).

Wie ersichtlich, handelt es sich hierbei um eine typische Parthenogamie innerhalb eines vielkernigen Gametangiums.

Hieran schließen sich eng jene Formen an, bei denen keine Antheridien und Trichogynen, sondern nur noch das Ascogon (Oogon) ausgebildet wird. Hiervon sind zwei Formen genauer untersucht, die beide Parthenogamie aufweisen. Der eine Fall findet sich bei *Humaria granulata* (QUEL.) und ist von BLACKMANN und FRASER (1907) aufgedeckt.

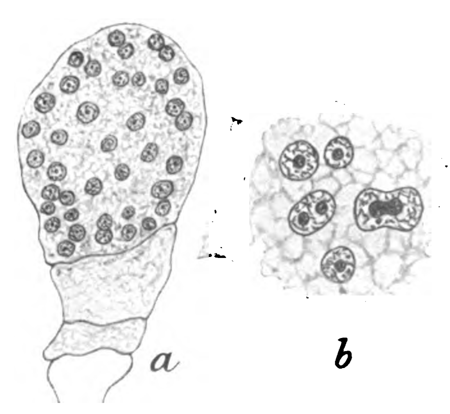


Fig. 24.
Parthenogamie von *Humaria granulata.*
a Vielkerniges Oogon (Ascogon) im Schnitt: *b* verschiedene Stadien der Verschmelzung je zweier Oogonkerne. Nach BLACKMANN and FRASER 1906. Etwas schematisiert.

Dieser Discomycet ist durchaus antheridienfrei, nur die Ascogone kommen zur Ausbildung und liefern regelmäßig ascogone Hyphen. In dem jugendlichen vielkernigen Ascogon verschmelzen jedoch

zuvor die Kerne paarweise, also auch hier Parthenogamie (Fig. 24 a u. b).

Die zweite hierher gehörige Form ist *Thelebolus stercoreus* Tode bei der Ramlow (1906) das völlige Fehlen von Antheridien nachgewiesen hat. Hier sind jedoch im Gegensatz zu den bisher besprochenen Formen das junge Ascogon und ebenso die vegetativen Zellen des Mycels einkernig. Der Kern des Ascogons teilt sich nun, bis 8 Kerne gebildet sind und dann wird durch Wandbildung die Zelle in eine zweikernige und sechs einkernige Zellen aufgeteilt (Fig. 25, *12*). Aus der zweikernigen Zelle entwickeln sich die Ascuszellen, die zunächst auch alle zweikernig sind (Fig. 25, *13*, *14*). Erst

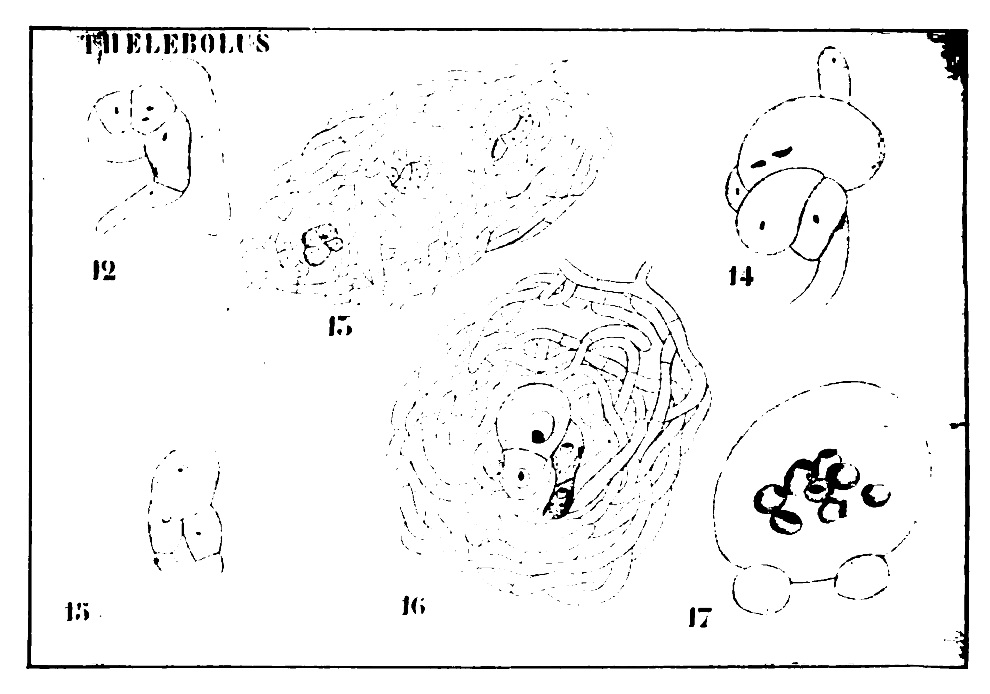


Fig. 25. Parthenogamie bei *Thelebolus stercoreus*.
12 Das Ascogon in einige einkernige und eine zweikernige Zelle zerlegt; 13 Schnitt durch 3 stromatisch verwachsene junge Fruchtkörper; die Ascuszellen mit je 2 Kernen; 14 Ascus mit 2 Kernen, nur die Nucleoli (Caryosome) sichtbar: 15 Ascus mit Fusionskern: 16 Ascuskern vergrößert; 17 8-kerniger Ascus.
Nach Ramlow aus Lotsy 1907.

später verschmelzen die beiden Kerne (Fig. 25, *15*) und der Fusionskern vergrößert sich (Fig. 25, *16*) und liefert durch fortgesetzte Teilung (Fig. 25, *17*), wobei die zwei ersten Teilungsakte vermutlich

Reduktionsteilungen sind, eine große Anzahl von Ascussporen. LOTSY (1907, p. 577) und WINKLER (1908, p. 30) bezeichnen diesen Vorgang als Parthenogenesis. Da jedoch eine Kernfusion, wenn auch erst nachträglich, sich findet,[1]) so muß man auch hier von Parthenogamie sprechen.

Eine noch fortgeschrittenere Rückbildung findet sich nach den Untersuchungen von FRASER (1908) bei einer anderen Humariaart, der *Humaria rutilans* (FRIES). Hier unterscheiden sich nämlich die Zellen, die als Ausgangspunkt für die ascogonen Hyphen (die Sporophyten) dienen, nicht von den Mycelzellen. Es werden also überhaupt keine Sexualorgane mehr gebildet. Dagegen finden sich in den Ausgangszellen beim Beginn der Entwicklung zahlreiche Kernverschmelzungen, wobei die copulierenden Kerne nicht nur ausschließlich aus derselben multinucleären Zelle entstammen, sondern gelegentlich auch aus einer Nachbarzelle, aus der sie überwandern. Hier handelt es sich also um echte Pseudogamie, wie sie oben definiert wurde, und zwar kann sie sowohl autogam, wie paedogam sein. Der Vergleich mit *Humaria granulata* zeigt zugleich wie Parthenogamie in Pseudogamie übergehen kann.

Es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß durch weitere Forschungen bei Ascomyceten, sowie bei anderen Pilzen noch mehrere Fälle von parthenogamer und pseudogamer Befruchtung gefunden und interessante Zwischenstufen aufgedeckt werden können.

V. Pseudogamie.

Die Ascomyceten-Gattung *Humaria* hat uns schon gezeigt, wie sich Pseudogamie durch Rückbildung aus einer Parthenogamie entwickeln kann. Pseudogamie ist immer ein rückgebildeter und automiktischer Befruchtungsvorgang. Sie kann sowohl eine paedogame sein, wenn nämlich zwei nicht als Gameten differenzierte Zellen (vegetative Zellen) oder die Kerne von solchen Zellen copulieren, als auch eine autogame, wobei nur 2 Kerne einer einzigen Zelle copulieren.

Bei Protozoen ist mir kein Fall von Pseudogamie bekannt; ihr Vorkommen dürfte hier auch nicht sehr wahrscheinlich sein, da sämtliche Generationen bei Protozoen diploid sind und die Reduktion stets erst bei der Gametenbildung stattfindet. Eine Copulation von

[1]) Nach den neuen Untersuchungen von CLAUSSEN (1908) ist dies ja auch bei den Ascomyceten mit ursprünglicher Sexualität (*Pyronema*) der Fall; vgl. p. 307.

vegetativen Zellen kann nun aber wohl nur da sich vollziehen, wo, wie bei den meisten Pflanzen, die Reduktion lange vor der Gametenbildung erfolgt und mithin eine mehr oder minder große haploide Generation vorliegt, bei der auch die vegetativen Zellen schon haploide, reduzierte Kerne aufweisen.

In der Tat sind bei Pflanzen neuerdings verschiedene Fälle von pseudogamer Befruchtung bekannt geworden, vor allem bei einigen Farnen z. B. *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* (Farmer, Moore u. Digby 1903).

Uns interessieren hier nur die Pilze und zwar speziell die Uridineen, da wir den einzigen Fall unter den Ascomyceten oben schon besprochen haben.

Auch bei Uridineen läßt sich die Pseudogamie von Parthenogamie ableiten. Es würde uns zu weit von unserm Thema abführen, wollten wir den komplizierten Entwicklungskreis und seine verschiedenen Modifikationen genauer schildern. Es sei auf die zusammenfassenden Darstellungen bei Lotsy (1907) verwiesen.

Für uns genügt es, zunächst zu wissen, daß die sog. Aecidien, denen bei primitiveren Formen die Caeoma entspricht, mehr oder minder rückgebildete weibliche Sexualorgane darstellen und daß an dem gleichen Mycel sich bei vielen Formen auch Spermogonien finden, in denen funktionslose Spermatien gebildet werden. Bei *Phragmidium speciosum* sind nun nach den Untersuchungen von Christman (1905) die Oogone noch zu erkennen, indem sie von der Caeoma, einer Mycelanhäufung, aufwärts wachsen und an der Spitze eine kleine Zelle abschnüren, die als rudimentäre Trichogyne zu deuten ist (Fig. 26, *8*). Die Trichogynen degenerieren, während zwei benachbarte Oogonien, die ich lieber Macrogameten nennen will, miteinander verschmelzen (Fig. 26, *9—11*), wobei jedoch, wie nach Claussen (1908) bei den Ascomyceten, die Kerne nicht copulieren, sondern sich nur aneinander lagern und sich simultan mitotisch teilen (Fig. 26, *12*). Die Zygote verlängert sich und schnürt auf diese Weise eine zweikernige Zelle ab, deren Kerne je von einer der copulierten Macrogameten abstammen (Fig. 26, *13* u. *14*). Indem diese abgeschnürte Zelle sich nochmals teilt, entsteht eine Aecidiospore und eine rudimentäre Zelle, die sog. interkalare Zelle (Fig. 26, *15*). Jede Zygote wiederholt diesen Vorgang und bildet so eine Anzahl von Aecidiosporen und interkalaren Zellen.

Der hier beschriebene Befruchtungsvorgang vollzieht sich also zwischen Macrogameten und kann demnach als paedogame Parthenogamie nach unserer Nomenklatur bezeichnet werden. Dabei kann

die Verwandtschaft der copulierenden Zellen eine ganz verschieden weite sein.

Bei einer anderen Species derselben Gattung, der *Phragmidium violaceum*, findet sich ein weiterer Grad der Rückbildung. Es ist das die Art, bei der Blackman (1904) zuerst die ganze Entwicklung einer Uridinee cytologisch aufgeklärt hat.

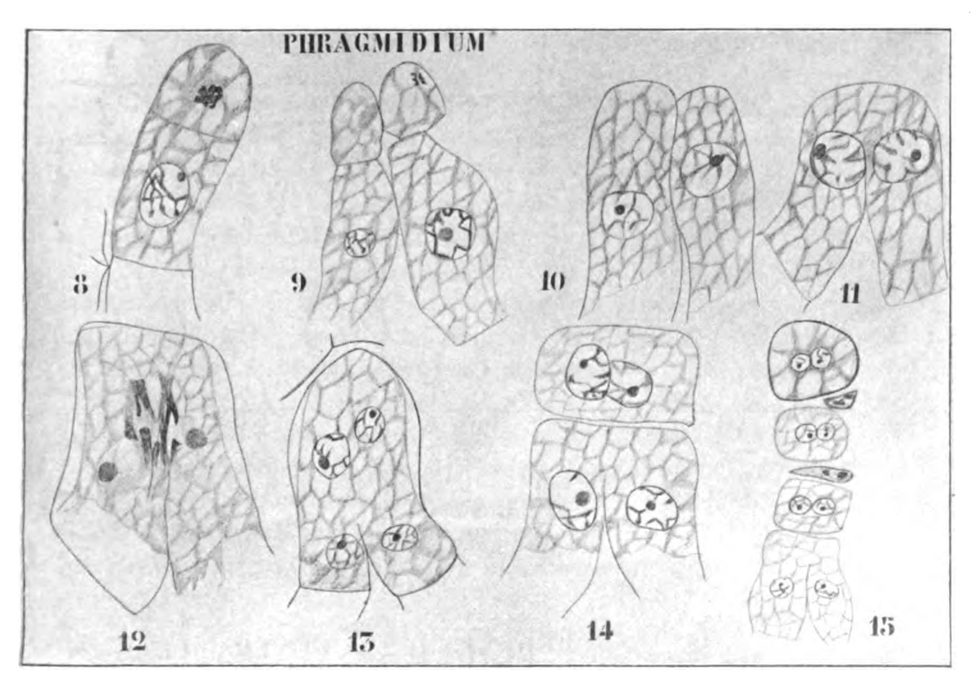


Fig. 26. Befruchtung von *Phragmidium speciosum*.
8 Bildung von Trichogyne und Oogon; 9 Degeneration der Trichogynen; 10 Anfang der Copulation; 11 Copulation; die Kerne liegen dem Copulationskanal gegenüber; 12 simultane Teilung der Zygotenkerne; 13 die Tochterkerne in die Verlängerung der Zygote eingetreten; 14 die Spitze der Zygote abgeschnitten und dadurch zur Aecidiosporenmutterzelle geworden; 15 Bildung von Aecidiosporen und interkalaren Zellen. Nach Christman aus Lotsy 1907.

Aus dem gleichen uninucleaten Mycel werden hier Spermogonien mit funktionslosen Spermatien und die Caeoma gebildet, letztere in derselben Weise wie bei *Phragmidium speciosum*. „Die auch hier gerade hinaufwachsenden Hyphenzellen schneiden zunächst eine kleine sterile Zelle von der Spitze ab. Es ist dies die rudimentäre Trichogyne; der übrig bleibende Teil ist das Oogon. Auch hier tritt in das Oogon ein Kern ein, aber nicht, wie bei *Phr. speciosum*,

ein Kern eines anderen Oogons, sondern ein Kern aus einer darunter gelegenen vegetativen Zelle (Fig. 27, *6* unten). Das ist ein großer Vorteil, denn während bei *Phr. speciosum* jedesmal ein Paar Oogonien zur Bildung einer Reihe von Aecidiosporen nötig ist, kann hier jedes Oogon eine solche Reihe bilden, bei gleicher Oogonzahl ist also die Aecidiosporenproduktion verdoppelt" (Lotsy 1907, p. 631).

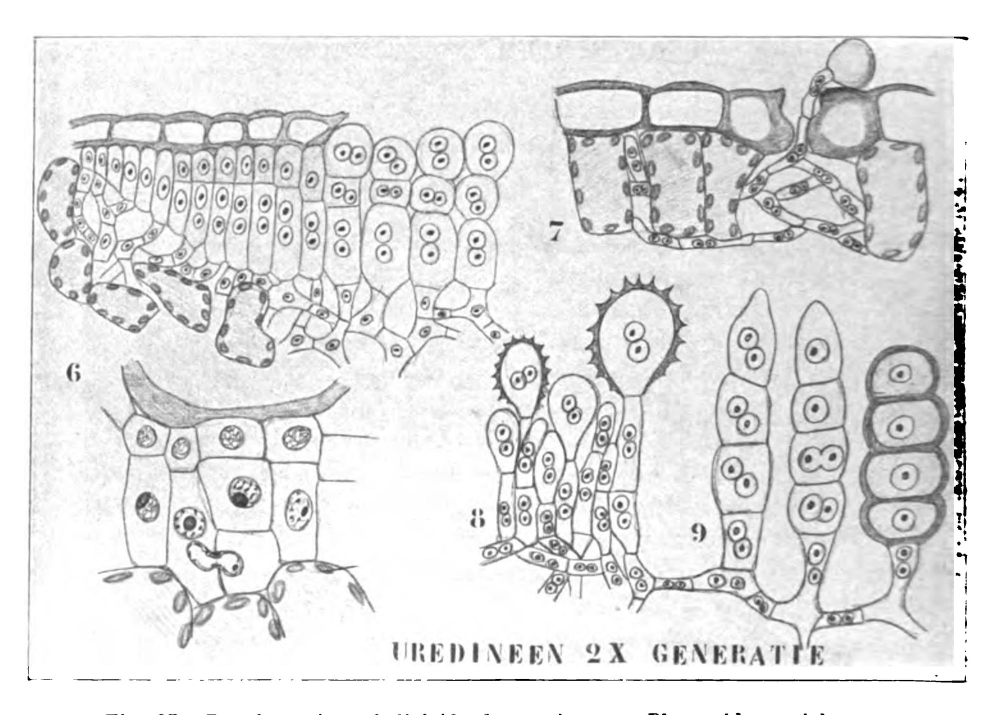


Fig. 27. Pseudogamie und diploide Generation von *Phragmidium violaceum*. 6 Peripherer Teil eines jungen Caeoma; in der oberen Figur sind einige der fertilen Zellen bereits binucleär, in der unteren sieht man, wie die fertilen Zellen durch seitliche Copulation binucleär werden; 7 Keimung einer Aecidiospore. 8 Bildung von Uredosporen; 9 junge (noch binucleäre) und alte (uninucleäre) Teleutosporen. Nach Blackman aus Lotsy 1907.

Die Verwendung eines Kernes einer gewöhnlichen vegetativen Zelle ist hier möglich, weil alle Zellen des aecidiosporen- bildenden Mycels haploid (reduzierte Zellen mit halber Chromosomenzahl) sind, was gerade bei Uridineen in dem Gegensatz der Einkernigkeit der haploiden zu der Zweikernigkeit der diploiden Generation besonders deutlich zutage tritt. Der eigentliche Befruchtungsvorgang ist gewissermaßen halbpseudogam. Aus den

Aecidiosporen entwickelt sich eine größere oder kleinere Zahl von diploiden, mit zweikernigen Zellen ausgestatteten Generationen, die sich im Sommer durch binucleäre Uredosporen vermehren (Fig. 27, *8*). Erst in den Teleutosporen, die im Herbste gebildet werden, copulieren auch die beiden Kerne (Fig. 27, *9*) und bei der Keimung der einzelnen Telentosporen findet die Reduktion statt.

Bei anderen Arten von Uridineen, wie z. B. bei *Uromyces poae* und *Puccinia poarum*, kann dagegen nach den Untersuchungen von Blackman (1904) und Blackman und Fraser (1905) nicht einmal mehr die eine der copulierenden Zellen als weibliche Geschlechtszelle erkannt werden und es copulieren zwei einfache vegetative Zellen. Die Pseudogamie ist somit komplett geworden und auch hier bei Uridineen ist sie, wie die angeführten Fälle zeigten, auf dem Wege der Parthenogamie entstanden.

Bei den Basidiomyceten schließlich ist, soweit die bisherigen Untersuchungen erkennen lassen, überhaupt keine Andeutung einer ursprünglichen Sexualität mehr vorhanden; die Befruchtung scheint sich vielmehr nur noch pseudogam zu vollziehen. Im übrigen liegt, wie sich auf Grund der Beobachtungen von Dangeard (1900), Maire (1902), Ruhland (1901) u. a. schließen läßt, wohl wie bei Ascomyceten und Uridineen ein Wechsel zwischen einer durch doppelkernige Zellen ausgezeichneten Diploidgeneration und einer einkernigen Haploidgeneration vor, wobei erst am Schlusse der ersteren die Kernfusion und vermutlich sofort die Kernreduktion erfolgt.

Allgemeine Betrachtungen.

I. Ist die Autogamie eine primitive oder eine rückgebildete Befruchtung?

Daß es sich bei den verschiedenen Arten von Automixis, speziell auch der Autogamie um echte Befruchtungsvorgänge handelt, kann wohl nach den vorstehenden Schilderungen als feststehend angenommen werden und eine nochmalige Beweisführung erscheint daher überflüssig. Die allmähliche Stufenleiter, die wir in verschiedenen Gruppen der Protisten, so bei Myxomyceten, Myxosporidien, Diatomeen, Ascomyceten usw. kennen gelernt haben und die in fast lückenloser Folge von echter iso- oder anisogamer

Copulation durch verschiedene Zwischenstufen bis zu extremer paedogamer und parthenogamer Autogamie überführt, spricht für sich.

Wir konnten so in den vorstehenden Kapiteln die meisten bisher bekannten Fälle von Autogamie entweder von Paedogamie oder von Parthenogenese (versteckte Paedogamie) ableiten. Im 2. Kapitel haben wir jedoch eine Anzahl Fälle besprochen, deren Ableitung vorderhand noch nicht möglich ist. Daß es sich jedoch auch bei diesen um echte Befruchtungsvorgänge handelt, geht wohl ohne weiteres daraus hervor, daß die Vorgänge an den Kernen, die ja bei der Befruchtung als das wichtigste anzusehen sind, sich in genau derselben Weise abspielen, wie bei den von Paedogamie ableitbaren Fällen. Dagegen erhebt sich die Frage, ob es sich, wenigstens bei einem Teil dieser Fälle, nicht um rückgebildete, sondern um primitive Befruchtungsvorgänge handle. Theoretisch wäre ja auch dies denkbar und bis etwa vor 1½ Jahren, als mir die Vergleichsfälle noch nicht bekannt waren, die die oben durchgeführte Ableitung von Paedogamie ermöglichen, war ich der Meinung, es handle sich allgemein bei der Autogamie um primitive Befruchtungsvorgänge. Nachdem diese Ableitung aber möglich wurde, neige ich mehr zur Ansicht, daß alle autogamen Befruchtungsvorgänge phylogenetisch von Amphimixis abzuleiten sind.

Immerhin wäre es aber doch möglich, daß ein Teil primitiv ist. In der Tat ist die Autogamie die einfachste Art und Weise, die man sich denken kann, um die das Wesen der Befruchtung ausmachenden Kernvorgänge (siehe folgenden Abschnitt) zur Durchführung zu bringen. Von Autogamie könnte dann gerade der umgekehrte Weg eingeschlagen worden sein, indem sich zunächst paedogame, dann echt amphimiktische (heterogame) Befruchtung ausgebildet hätte. Daß jedoch dieser Weg nicht eingeschlagen worden ist, lehren die obigen Beispiele (Myxosporidien usw.), wo gerade bei primitiven älteren Formen Paedogamie, bei höheren phylogenetisch jüngeren Autogamie vorkommt. Andererseits wäre die Annahme, in der Autogamie gewissermaßen den phylogenetischen Ausgangspunkt der Befruchtung zu erblicken, nur dann theoretisch verständlich, wenn die Bedeutung der Befruchtung im Sinne von R. Hertwig nur in einer Umregulierung der Kernplasmaspannung liege. Wie wir jedoch später noch sehen werden, scheinen gerade die gesetzmäßigen Kernvorgänge bei der Autogamie vollkommen gegen diese einfache Deutung der Befruchtung zu sprechen. Unter dem Gesichtspunkte der anderen Befruchtungshypothesen, wie der von Weismann, Bütschli und Schaudinn, verliert aber die Autogamie

schon von vornherein den anfangs so einleuchtenden primitiven Charakter. Wir müssen somit wohl in den meisten Fällen — auch dort, wo eine Ableitung bisher nicht möglich ist — die automiktische Befruchtung als einen rückgebildeten Vorgang betrachten, wenn auch die Möglichkeit des Vorkommens primitiver Autogamie nicht mit Sicherheit in Abrede gestellt werden kann.

II. Autogamie und das Wesen der Befruchtung.

Welche Bedeutung besitzt nun das Vorkommen von Automixis für die Auffassung vom Wesen der Befruchtung? Die Meinung darüber, was unter Befruchtung zu verstehen ist, hat sich bekanntlich in den letzten Jahrzehnten vielfach geändert, und auch heute noch wird die Antwort auf diese Frage von verschiedenen Forschern in sehr verschiedener Weise gegeben. Diese Unstimmigkeit kommt daher, daß das Befruchtungsproblem überhaupt kein einheitliches ist, sondern aus einer großen Anzahl von Einzelproblemen sich zusammensetzt, speziell bei den höheren Organismen, die man meist allein zu berücksichtigen pflegt, wenn von Befruchtung die Rede ist. Je nachdem man das eine oder andere Einzelproblem in den Vordergrund rückt, kommt man zu der einen oder anderen Auffassung der Befruchtung. So wurde und wird vielfach das Hauptgewicht auf die Entwicklungserregung des Eies bei der Befruchtung gelegt, was ja früher vor der genauen Kenntnis der Vorgänge bei der Befruchtung als das Hervorstechendste erschien, und man hat demnach unter Befruchtung nur Entwicklungserregung eines Eies durch einen Samen (resp. Centrosom nach Boveri) verstanden. Heute kennen wir aber eine Reihe von Fällen, wo Befruchtung überhaupt nicht mit Entwicklungserregung verbunden ist. Die Entwicklungserregung ist somit nicht einmal notwendig mit der Befruchtung verbunden. Andere Teilprobleme sind das der sexuellen Differenzierung, der gegenseitigen Anziehung usw. und vor allem das der Qualitätenmischung, Amphimixis im engeren Sinne, worin gegenwärtig meist das Wesen der Befruchtung erblickt wird.

In Würdigung dieser Sachlage hält es daher Boveri (1907) für besser, den seiner Meinung nach unklaren Begriff Wesen ganz zu vermeiden, und „das Wort Befruchtung nur im allergemeinsten Sinne anzuwenden und darunter überhaupt keine Bewirkungen, wie Entwicklungserregung oder Amphimixis, sondern nur Vorgänge zu verstehen, nämlich die Gesamtheit derjenigen Vorgänge, durch welche die aufeinander angewiesenen Geschlechtszellen der Gameten

in Beziehung zueinander treten und, unter der Voraussetzung normalen Ablaufes aller Geschehnisse, sich zu einer neuen Einheit vereinigen" (Boveri 1907, p. 264).

Obwohl ich den Ausführungen Boveri's völlig zustimme, bin ich doch der Meinung, daß es möglich ist, eine schärfere Definition von Befruchtung zu geben, und ohne unklar zu werden, vom Wesen der Befruchtung zu reden. Wir müssen uns nur zunächst darüber klar sein, was wir unter dem Wesen eines biologischen Vorganges überhaupt zu verstehen haben. Als Wesen eines Vorganges können wir nun die Gesamtheit aller der Einzelvorgänge bezeichnen, die sich bei allen Organismen in derselben Weise vorfinden.

Nur in diesem Sinne, also ohne alle Causal- und Zweckbetrachtung kann man vom Wesen eines biologischen Vorganges sprechen. Wenn wir daraufhin die bisherigen Definitionen der Befruchtung durchmustern, so scheiden dabei verschiedene sofort aus, da sie offenkundig nur Teilprobleme berücksichtigen. Andere Definitionen suchen dagegen dem Begriffe „Wesen" im obigen Sinne gerecht zu werden, und so ist auch die folgende Definition gemeint, die O. Hertwig (1906, p. 304) in seiner Allgemeinen Biologie gibt und die den gegenwärtig wohl allgemein herrschenden Anschauungen vom Wesen der Befruchtung entspricht. „Die Befruchtung ist also eine Vereinigung zweier Zellen und insbesondere eine Verschmelzung zweier äquivalenter Kernsubstanzen, die von zwei Zellen abstammen." Danach wird in Übereinstimmung mit Weismann, Strasburger, R. Hertwig u. a. das Wesen in der Amphimixis erblickt, der Vereinigung zweier durch die beiden Sexualzellen, resp. deren Kerne, repräsentierten Individuen zu einem neuen Individuum (Qualitätenmischung).

Abgesehen davon, daß bei dieser Auffassung (nicht in dem Wortlaut der O. Hertwig'schen Definition) schon wieder der unklare Zweckbegriff mitunterläuft (vgl. Boveri 1907, p. 263), so zeigt das Vorkommen von autogamer Befruchtung bei Protisten, daß diese Auffassung auch bei obiger Definition O. Hertwig's zu eng gefaßt ist. Denn wir haben ja in den vorigen Kapiteln eine Reihe von echten Befruchtungsvorgängen kennen gelernt, bei denen nur eine Verschmelzung von zwei Kernen einer einzigen Zelle stattfindet. Das entspricht allerdings in mancher Hinsicht ganz den Ansichten der oben citierten Biologen, da ja nach ihnen der Kern als der Träger der Individuen (Qualitäten) angesehen und somit bei der Befruchtung der Hauptwert auf die Vereinigung zweier Kerne gelegt wird. „Die Kerne sind die eigentlichen Befruchtungsstoffe," sagt O. Hertwig. Wenn wir also auf Grund des Vorkommens von

Autogamie das Wesen der Befruchtung nur in der Verschmelzung zweier Kerne erblicken müssen, so bedeutet das nur eine geringe Modifikation der obigen Definition O. Hertwig's und ist nach einer Richtung wenigstens ganz im Sinne der oben erwähnten Autoren.

Aber auch diese Fassung genügt nicht, sie ist fraglos zu weit. Denn es ist sicher, daß nicht jede Zell- und Kernverschmelzung ein Befruchtungsvorgang ist. So finden sich vielfach bei Protozoen Zellverschmelzungen, die auch mit Kernfusionen verbunden sein können, neben normaler Befruchtung, die aber schon durch ihren ganz unregelmäßigen, äußerst variabeln Verlauf, der oft deutlich die Zeichen des Pathologischen aufweist, ohne weiteres erkennen lassen, daß es sich um keine Befruchtung handeln kann. Es handelt sich hierbei um die sog. Plastogamie, die besonders bei Rhizopoden weit verbreitet ist und die unter schlechten Lebensbedingungen in degenerierenden Kulturen usw. auftritt. Schon der Umstand, daß bei der Plastogamie meist mehr wie 2 Individuen (3—10 und noch mehr) und besonders auch 3 und mehr Kerne verschmelzen können, beweist, daß sie mit Befruchtung nichts zu tun hat. Was aber die plastogamischen Zell- und Kernverschmelzungen vor allem von der Befruchtung trennt, das ist das Fehlen von Reduktionsteilungen.[1])

Damit kommen wir auf den Punkt, der bei unserer Definition vom Wesen der Befruchtung noch fehlt. Zum Wesen eines Befruchtungsvorganges gehören nämlich unbedingt die Reduktionsteilungen hinzu, die an die bekannten Vierteilungen (Tetradenteilung) des Kernes gebunden sind und in denen bei allen Formen mit zählbaren Chromosomen eine Halbierung der Chromosomenzahl stattfindet.

Es sei bei dieser Gelegenheit ausdrücklich betont, daß Reduktion nur in diesem Sinne verstanden werden darf. Falls, wie das

[1]) Der Vorgang, den Swarczewsky (1908) soeben für *Arcella vulgaris* unter dem Namen Chromidiogamie als einen zweiten primitiven Befruchtungsvorgang für diesen Rhizopoden beschrieben hat, ist meiner Meinung nach nichts anderes als eine gewöhnliche Plastogamie. Derartige Vorgänge kommen auch bei der Plastogamie von *Centropyxis* und *Chlamydophrys* vor (Schaudinn) und ich habe sie auch bei den Chromidialtieren von *Entamoeba histolytica* beobachtet (uned.). Anfangs war ich der Meinung, diese Verschmelzung zweier Chromidialtiere hätte irgend etwas mit der hier noch unbekannten Befruchtung zu tun, doch kam ich davon ab, als ich auch Verschmelzung von 3 und 4 Individuen zu Gesicht bekam. Der Versuch Swarczewsky's, von der sog. Chromidiogamie aus eine Phylogenie der Befruchtungsvorgänge abzuleiten, scheidet dadurch aus der Diskussion aus; er wäre übrigens schon aus dem Grunde abzuweisen, weil es in hohem Grade problematisch ist, die sog. Geschlechtschromidien als eine primitive Ausbildung des Kernapparates aufzufassen.



bei vielen Protozoen der Fall ist, keine Chromosomen sichtbar sind und daher auch nicht gezählt werden können, so dürfen dann nur die charakteristischen Vierteilungen, wobei meist die Teilkerne bis auf einen abortiv sind, nach Analogie mit anderen Formen als Reduktionsteilungen angesprochen werden. Eine einfache Eliminierung von Kernsubstanzen, die öfters als Reduktion bei Protozoen gedeutet wird, genügt auf keinen Fall, um darin eine Reduktion zu erblicken. Ebensowenig kann, wie das HAECKER (1907) bei Radiolarien tut, der Zerfall des Kernes in die sog. Chromosomen (die in Wirklichkeit keine Chromosomen, sondern bereits vorgebildete Tochterkerne sind, wie ich an anderer Stelle nachzuweisen gedenke) bei der Vielkernbildung (multiplen Kernteilung) als Reduktion im großen Stile bezeichnet werden; denn Reduktion besteht nur in der Halbierung der Chromosomenzahl.

In allen Gruppen der Protisten, wo Befruchtung nachgewiesen ist, haben sich in der Tat auch echte Reduktionsteilungen auffinden lassen, und man kann wohl den Satz aufstellen: keine Befruchtung ohne Reduktion. Dabei ist es gleichgültig, ob die mit Reduktion verbundenen Vierteilungen der eigentlichen Befruchtung sofort folgen wie bei manchen Algen (*Closterium*, *Spirogyra*, *Coleochaete*) und Pilzen, oder ob sie wie bei Metazoen und Protozoen scheinbar direkt vor der Befruchtung stattfinden, oder ob sie wie bei den meisten Pflanzen (Moose, Farne, manche Algen [*Dyctyota*]) zwischen zwei sexuellen Vermehrungen liegen und an eine agame Vermehrung geknüpft sind.

An anderer Stelle habe ich zusammen mit NÄGLER (1908) auf Grund unserer Befunde bei einer zweikernigen Amöbe (*A. diploidea*) sowie der neueren Ergebnisse bei Ascomyceten und Uridineen den Beweis zu führen gesucht, daß die Reduktion in all diesen Fällen, auch dort, wo sie scheinbar vor der Befruchtung sich vollzieht, nur die Folge der Befruchtung (Kern- resp. Chromosomenvereinigung) darstellt und gewissermaßen der Schlußakt der Befruchtung ist. Bei dieser Auffassung ist die Zusammengehörigkeit von Befruchtung und Reduktion ohne die Hineinbringung einer teleologischen Betrachtung verständlich.

Auch bei den oben besprochenen Beispielen von autogamer Befruchtung fanden wir stets die Zusammengehörigkeit von Befruchtung und Reduktion, und gerade das Vorkommen von Reduktionsteilungen bei denselben erlaubte es ja in vielen Fällen erst, diese mit Sicherheit als Befruchtung zu deuten.

Als richtige Definition erscheint uns daher folgende: Das Wesen der Befruchtung besteht in der Verschmelzung

zweier (vermutlich sexuell differenzierter[1])) Kerne mit nachfolgender Reduktion des Copulationskernes durch Kernteilung.

III. Autogamie und die Bedeutung der Befruchtung.

Wir wollen uns nun der Frage zuwenden, wie sich das Vorkommen von autogamer Befruchtung mit den gegenwärtigen Anschauungen über Ursache und Zweck der Befruchtung verträgt. Der Zweck (Bedeutung) der Befruchtung wird gegenwärtig wohl meistens in der WEISMANN'schen Amphimixis, also der Vereinigung zweier Individuen zu einer neuen Einheit, und der damit verbundenen Qualitätenmischung erblickt. Auf diese Auffassung gründen sich dann verschiedene, zum Teil sich ganz widersprechende Theorien über den biologischen Wert der Qualitätenmischung für die Entwicklung der Art und für die Vererbung. All diese Ansichten stimmen darin überein, daß ein nicht zu naher Grad der Verwandtschaft der beiden copulierenden Individuen bestehen müsse.

Es ist nicht meine Absicht, hier auf diese verschiedenen theoretischen Auffassungen, in denen die Bedeutung der Amphimixis erblickt wird, näher einzugehen. Ich möchte nur hervorheben, daß das doch gar nicht so seltene Vorkommen von autogamer Befruchtung der Grundlage aller dieser Theorien zu widersprechen scheint. Denn wir sahen ja — ich greife hier gleich den krassesten Fall heraus —, daß sogar direkte Schwesterkerne ein und derselben Zelle eine echte Befruchtung eingehen können. Man muß zum mindesten die Individualität von der Zelle noch weiter zurück auf die Kerne verlegen. Die individuellen Eigenschaften der Erbmassen (Chromosomen) zweier direkten Tochterkerne sind aber nach allgemeiner Annahme wohl kaum sehr verschieden,[2]) wie es doch für diese Theorien verlangt wird. Bei der Autogamie der meisten Protozoen (*Trichomastix* usw.) liegen ja die Verhältnisse insofern etwas günstiger, als vor der Kerncopulation noch die Reduktionskerne gebildet werden, wodurch die copulierenden Kerne nicht nur dem Grad der weiteren Verwandtschaft entsprechend, sondern eventuell auch durch die stattgefundene Zahlenreduktion größere Verschiedenheiten aufweisen können. Sehr bedeutend werden sie aber auch hierbei nicht sein.

[1]) Die Begründung dieses Zusatzes erfolgt erst im nächsten Kapitel.

[2]) In sexueller Hinsicht dagegen können zwei direkte Tochterkerne schon ganz extreme Eigenschaften aufweisen, wie wir noch sehen werden.



Jedenfalls lehrt die Automixis, daß in der Amphimixis im Sinne Weismann's nicht die biologische Bedeutung der Befruchtung begründet sein kann. Ich will damit die große biologische Bedeutung der Weismann'schen Amphimixis absolut nicht in Abrede stellen; im Gegenteil, ich bekenne mich selbst als ein Anhänger dieser Anschauungen. Aber ich will damit betonen, daß die ganze Bedeutung, die Weismann sowie auch viele seiner Gegner der Befruchtung beilegen, erst die Folge der allgemeinen Einführung und Ausbildung der Befruchtung sein kann, daß damit aber über die tiefste biologische Bedeutung und deren kausale Entstehung gar nichts ausgesagt ist, wie das Weismann (1902) selbst übrigens auch stets auseinandergehalten hat. Gerade die Automixis zeigt besonders deutlich, daß ursprünglich die Befruchtung mit dem Vererbungsproblem ebensowenig zu tun hat wie mit der Fortpflanzung und der Entwicklungserregung. Das geht schon daraus hervor, daß die Vererbung ja auch bei der agamen Vermehrung die gleiche Rolle spielt wie nach der autogamen Befruchtung. Bei vollkommener Würdigung der Weismann'schen Auffassung der Amphimixis müssen wir daher bekennen, daß uns dieselbe im Grunde genommen über die tiefste Bedeutung der Befruchtung und über deren Ursache keine Erklärung gibt.

Hierfür leistet sogar die von Weismann so bekämpfte alte Verjüngungstheorie der Befruchtung (Maupas, Bütschli) mehr; denn sie sucht wenigstens die Befruchtungsbedürftigkeit kausal durch die Annahme des Alterns zu erklären. Dieselbe dürfte allerdings in ihrer alten Fassung heute kaum mehr noch Anhänger aufweisen. Dagegen hat neuerdings R. Hertwig (1902, 1903), allerdings von ganz anderen Voraussetzungen ausgehend, Auffassungen über die Bedeutung der Befruchtung geäußert, die der Verjüngungstheorie sehr nahe kommen. Durch seine Erfahrungen an Protozoenkulturen kam R. Hertwig zu seiner Lehre von der Kernplasmarelation. Er sah, daß bei fortgesetzter Kultur die Protozoen in einen sog. Depressionszustand geraten, wobei der Kern enorm vergrößert ist auf Kosten des Protoplasmas. Gelingt es der Zelle einen Teil des Kernmaterials abzustoßen, so wird die Depression überwunden. Doch folgen bei fortgesetzter Kultur in immer kürzeren Intervallen die Depressionen und schließlich sterben die Kulturen aus, wenn nicht die Möglichkeit der Befruchtung geboten wird.

R. Hertwig sieht demnach in der Befruchtung eine „Reorganisation der lebenden Substanz", die wirksamste Einrichtung, um den physiologischen Tod zu verhüten. Durch Verschmelzung zweier

Kerne resp. Zellen nach vorausgegangener Reduktion der chromatischen Substanz (hierbei ist unter Reduktion auch die Verkleinerung [Diminuition, épuration] des Kernes gemeint, die ja mit der Reduktion im richtigen Sinne nichts zu tun hat) soll gewissermaßen der Degeneration vorgebeugt werden.

Wenn man nun auch R. Hertwig darin vollkommen zustimmen muß, daß die Befruchtung vorwiegend ein elementarer Lebensvorgang ist, der eine wichtige Regulation des Lebensgetriebes bedeutet, und erst in zweiter Linie die Amphimixis hinzukommt, so liegen gegen seine Betrachtungsweise doch auch manche Bedenken vor. Abgesehen davon, daß auch hierdurch die Befruchtung nur teleologisch erklärt wird, scheint mir gerade die Gesetzmäßigkeit der Vorgänge bei der Befruchtung, die, wie wir gesehen haben, das Wesen derselben ausmachen, gegen eine derartig einfache Erklärung der Bedeutung der Befruchtung zu sprechen. Diese strenge Gesetzmäßigkeit findet sich aber selbst bei der einfachsten Autogamie, deren Vorkommen an sich für die Hertwig'sche Auffassung ja äußerst günstig ist. Um nun den Zweck der Befruchtung nach R. Hertwig, die Wiederherstellung der normalen Kernplasmarelation resp. die Vermeidung einer Störung derselben zu erreichen, wäre es aber doch nicht nötig, daß eine Zelle erst mit einer anderen verschmelze und hierauf wieder 2 Reduktionsteilungen durchführe. Dazu würde doch wohl schon die einfache Elimination eines Teiles des Kernmaterials genügen, wie sie schon bei einer gewöhnlichen agamen Teilung, besonders bei multiplen Teilungen (Schizogonie der Coccidien und Aggregaten) vorkommt. Selbst wenn dieser Zweck bei der Befruchtung erzielt wird, was ja wohl möglich ist, so ist das doch etwas, was mit der Befruchtung an sich nichts zu tun hat (wie Entwicklungserregung und Amphimixis), sondern nur mit einer ihrer Folgen darstellt.

Neuerdings hat Moroff (1908) eine Auffassung der Befruchtung entwickelt, die gleichfalls gewisse Beziehungen zur Verjüngungstheorie aufweist, obwohl er sie in der alten Fassung wie in der Fassung von R. Hertwig bekämpft. Seine Auffassung gründet sich auf die Lehre von der prinzipiellen Doppelkernigkeit jeder Zelle in einen somatischen (trophischen) und einen generativen Kernanteil, die von Schaudinn (1903) angebahnt und in ihrer extremen Fassung hauptsächlich von Goldschmidt (1904) und ihm ausgebaut wurde. Nach Moroff besteht nun der Zweck — er spricht dabei fälschlicherweise vom Wesen — der Befruchtung darin, den durch starke Funktion abgenutzten somatischen Kernanteil neu zu bilden. Das

soll bei der sog. Reifung [1]) geschehen, indem ein großer Teil des Kernes (eben der somatische) vor der Eireifung bei Metazoen resp. der Gametenbildung bei Gregarinen zugrunde geht und der zurückbleibende generative Kernanteil einen neuen trophischen Kern bildet. „Nach dieser Auffassung ist eigentlich für die Reorganisation des somatischen Kerns nicht einmal die Vereinigung — das Dazutun — von zwei Kernen (Amphimixis) unumgänglich notwendig, was wir aus der natürlichen und künstlichen Parthenogenese ersehen“ (Moroff, p. 191). Moroff sieht daher direkt die Parthenogenesis als den primitiveren Vorgang an im Vergleich zur Befruchtung.

Es ist nun wohl ganz zweifellos, daß die Parthenogenesis ein sekundärer Prozeß ist, wie das ja schon in dem Begriffe liegt; denn Parthenogenesis ist eben die apomiktische Entwicklung einer sonst für die Befruchtung ausgebildeten Gamete (Macrogamete, Ei) (siehe oben p. 277 und Winkler 1908, p. 11). Ein Vorgang, der sich auch bei Parthenogenesis findet, die also gar keine Befruchtung ist, kann somit eo ipso nicht als Grundlage einer Befruchtungshypothese verwertet werden. Die sog. Reduktion, auf die Moroff seine Hypothese gründet, ist ja auch gar kein echter mit Befruchtung verbundener Reduktionsvorgang, sondern eine Elimination von Kernbestandteilen, die sich auch bei rein ungeschlechtlicher Fortpflanzung, wie der Schizogonie von Coccidien und Aggregaten findet. [2]) Moroff hält allerdings folgerichtig die Schizogonie der Coccidie *Adelea zonula* und der Aggregaten für eine geschlechtliche Fortpflanzung, nämlich Parthenogenese, weil ein Teil (der trophische) des Kernes eliminiert wird. Aber er kann das nur tun auf Grund der zum Teil erst damit zu begründenden Befruchtungshypothese, was unstatthaft ist. Gerade daß bei der ungeschlechtlichen Schizogonie dieselbe sog. Reduktion der chromatischen Substanz vorkommt, wie bei der Gametenbildung, beweist eben, daß dieser Vorgang absolut nichts mit der Befruchtung zu tun hat. Ganz sicher wird dies andererseits noch dadurch dargetan, daß wir eine ganze Reihe von cytologisch genau studierten Befruchtungsvorgängen bei Protisten kennen, wo überhaupt kein sog. trophischer Kernanteil bei der Befruchtung eliminiert wird. Die Moroff'sche Befruchtungshypothese gründet sich somit auf Vorgänge, die mit dem Wesen der Befruchtung überhaupt nichts zu tun haben.

---

[1]) Unter Reifung ist hierbei nur Elimination von Kernmaterial verstanden. Die eigentliche Reifung oder Reduktion wird von Moroff gar nicht erwähnt.

[2]) Der Ausdruck Reduktion sollte für derartige Vorgänge daher unbedingt vermieden werden, da er nur Mißverständnisse hervorruft.

Auf einen ganz anders gearteten Kerndualismus gründet sich eine Hypothese, die SCHAUDINN (1905) neuerdings aufgestellt hat und die in ihrem Hauptgedankengang mit Ideen übereinstimmt, die schon vor längerer Zeit BÜTSCHLI (1887—1889) ausgesprochen hat, was jedoch SCHAUDINN unbekannt geblieben war.

BÜTSCHLI geht von der allgemeinen Überlegung aus, daß durch fortgesetzte Teilung eines Kernes die Abkömmlinge schließlich ungleich werden müssen, da die Teilung eines Kernes in zwei möglichst gleiche Hälften wohl nie vollkommen erreicht wird. „Wenn bei jeder Teilung auch nur eine geringe Ungleichheit der beiden Kerne eintritt, so wird dieselbe bei lange fortgesetzter Teilung endlich durch Häufung merkbarer werden. Die späteren Generationen werden hinsichtlich der Kerne stets ungleicher werden“ (B. p. 1642). Er dachte dabei hauptsächlich an ungleiche Quantitätsverhältnisse zwischen Chromatin und Achromatin (Plastin), so daß „sich eine Anzahl Individuen finden, in welchen das Chromatin überwiegt, eine andere, für welche dies vom Achromatin gilt. Beiderlei Individuen stehen demnach in einem gewissen Gegensatz zueinander. Durch Verschmelzung zweier derselben und speziell ihrer Kerne würde der Normalzustand annäherungsweise wieder hergestellt werden“.

Derselbe Forscher deutete auch schon an, inwiefern diese Hypothese sich auf die extrem sexuelle Differenzierung ausdehnen ließe, indem an die eine Substanz (Achromatin) eine Erhöhung der Teilfähigkeit geknüpft sei und die Entstehung männlicher Individuen dadurch bedingt werde, umgekehrt an die andere die Bildung von Reservestoffen, wodurch der Charakter der weiblichen Zelle erzielt würde.

SCHAUDINN kam nun, ausgehend von seinen speziellen Untersuchungen an Trypanosomen (*Haemoproteus noctuae*) zu derselben Hypothese, die er morphologisch näher zu begründen suchte. Die Trypanosomenzelle hat zwei Kerne, einen lokomotorischen (Blepharoplast), der die formbestimmenden Strukturen liefert und die lokomotorischen Vorgänge besorgt, und einen Hauptkern, der mehr den trophischen Funktionen dient. Schon direkt nach der Befruchtung, also an den Zygoten (hier Ookinet genannt), kann man indifferente (hermaphrodite), weibliche und männliche Formen unterscheiden. Die beiden letzteren gelangen jedoch nur beim Übertritt aus dem Blut des Vogels in den Magen der Mücke zu normaler Befruchtung. Die indifferenten Formen können sich aber stets wieder in die drei Reihen aufspalten; desgleichen unter besonderen Umständen die weiblichen

Formen nach einer vorausgegangenen Parthenogamie (siehe oben p. 299). Bei den Zellen weiblichen Charakters überwiegt der mehr trophische weibliche Kern, bei den männlichen der lokomotorische. Das Überwiegen der vegetativen Funktionen in den einen, der lokomotorischen in den anderen Zellen entspricht aber den allgemeinen Charakteren der weiblichen resp. männlichen Sexualzellen. Nach Schaudinn besteht nun die Bedeutung der Befruchtung darin, daß die Kerndifferenz wieder ausgeglichen wird, indem die extrem ausgebildeten Kerne gegenseitig verschmelzen. „Dies ist meines Erachtens ein für das Leben des Organismus nicht zu entbehrender Prozeß. Die innere Differenz der Kerne, und damit der ganzen Zellorganisation, die durch die äußeren Lebensbedingungen und durch die in den Organismen selbst gelegenen Unvollkommenheiten während des vegetativen Lebens nach den beiden Extremen der überwiegend vegetativen, weiblichen und der vorwiegend animalischen, männlichen Formen führt, bewirkt eine Hemmung der Vermehrungsfähigkeit der Zelle: der Organismus würde zugrunde gehen, wenn nicht die Möglichkeit eines Ausgleichs der physiologischen Einseitigkeiten bestünde. Diesen Ausgleich der Extreme, die Schaffung wieder vermehrungsfähiger, indifferenter Formen, bei denen die vegetativen und animalischen Funktionen sich noch die Wage halten, bewirkt die Befruchtung“ (Schaudinn 1905, p. 33).

Die Übereinstimmung dieser mit der Bütschli'schen Hypothese liegt auf der Hand, nur ist sie bei Schaudinn entsprechend dem großen Fortschritt, den die Protozoenforschung zum großen Teil gerade durch seine Arbeiten erlangt hat, schärfer und spezieller formuliert. Nach dieser Hypothese ist gewissermaßen jede Protisten- und Geschlechtszelle hermaphrodit. Durch das Überwiegen des einen oder anderen Partners wird sie männlich oder weiblich in bezug auf eine andere Zelle, bei der der entgegengesetzte Partner überwiegt. Die weiblichen und männlichen Sexualzellen sind jedoch nicht rein (absolut) weiblich oder männlich, sondern nur relativ, besitzen also doch noch ihren hermaphroditen Charakter nur in gestörtem Verhältnis. Daß dem so ist, beweist ohne weiteres das Vorkommen von Parthenogamie und Parthenogenesis.

Diese Theorie scheint mir bisher die einzige, die die Befruchtung bis zu einem gewissen Grad zu erklären vermag und wenigstens nicht mit den gegenwärtigen Tatsachen der Befruchtung im Widerspruch steht. Vor allem ist sie, worauf es uns hier zunächst ankommt, die einzige, die sich mit den Tatsachen der Automixis verträgt und dabei doch dem gesetzmäßigen Verlauf der Befruchtung

gerecht zu werden vermag. Denn einmal kann sich die sexuelle Differenzierung schon nach wenigen Kernteilungen finden, ja sie kann, wie allein schon der SCHAUDINN'sche Fall von *Haemoproteus noctuae* zeigt und wie besonders deutlich neuere Befunde bei Infusorien lehren,[1]) direkt an eine einzige Kernteilung, also eine heteropol sexuelle geknüpft sein. Letzteres wäre denn auch bei extremster Automixis der Fall, wenn direkte Schwesterkerne copulieren. Selbst dieser Fall, dessen sexuelle Affinität keine der anderen Auffassungen zu erklären imstande ist, wird durch diese Hypothese verständlich. Da alle sexuelle Differenzierung andererseits nur relativ und jeder Gametenkern doch noch hermaphrodit wäre, so ist nach ihr auch Parthenogamie möglich. Eine sexuelle Affinität und ein sexueller Ausgleich zwischen zwei weiblich differenzierten Macrogameten (*Phragmidium violaceum*), resp. Gametenkernen (*Humaria granulata, Thelebolus*), wie sie bei Parthenogamie vorkommen, stoßen bei einer relativen Sexualität auf keine Schwierigkeiten.

SCHAUDINN hat vielleicht in seinem kurzen, programmatischen Vortrag diese Relativität, die jedoch ein wichtiger Teil dieser Hypothese ist, nicht genügend hervorgehoben. Neuere Befunde, die wir in dem Kapitel über Parthenogamie zusammengestellt haben, zwingen kurzweg zu der Annahme einer relativen Sexualität, der keine andere Hypothese gerecht wird.

Die Hypothese steht somit gerade mit den Tatsachen, die den anderen Auffassungen der Befruchtung Schwierigkeit bereiten, in bester Übereinstimmung. Ferner vermag sie nicht nur die Befruchtungsbedürftigkeit verständlich zu machen, sondern nach ihr ist es auch zum ersten Male möglich, eine kausale Erklärung des Zustandekommens der Befruchtung anzubahnen, da man annehmen kann, daß mit der Entstehung sexuell differenzierter Zellen in diesen Zellen zugleich die Spannung erzeugt wird, welche extrem differenzierte Zellen zur Vereinigung, und zum Ausgleich der Kerndifferenz und zugleich der Spannung treibt.

Grundbedingung für die Richtigkeit dieser Hypothese ist die Allgemeingültigkeit der Sexualität (sexuellen Differenz der Gameten), die also zum Wesen der Befruchtung gehören muß.

Im Gegensatz hierzu sind allerdings bisher die meisten Forscher der Meinung, daß die sexuelle Differenzierung erst eine Einrichtung sekundärer Natur sei und nicht zum eigentlichen Wesen der Be-

[1]) Über dieselben Genaueres später.

fruchtung gehöre (O. Hertwig, 1906). Schaudinn konnte allerdings damals nur die Befunde bei den Trypanosomen und die Beobachtungen Prandtl's an Ciliaten, auf welche wir später noch zurückkommen werden, als morphologische Stützen für seine Anschauungen anführen.

Inzwischen haben v. Prowazek und ich (1907) in einer gemeinsamen Arbeit durchzuführen versucht, daß die von Schaudinn an Trypanosomen gefundene Doppelkernigkeit eine allgemeine Eigenschaft der Zelle ist und daß das Caryosom der übrigen Protisten und das Centrosom der Metazoen als Homologa des Blepharoplasten, des lokomotorischen Kernes der Trypanosomen aufzufassen ist.[1])

Viele der neueren cytologischen Untersuchungen bei Protisten liefern neues Beweismaterial für diese Auffassung (Keysselitz, 1908b, Awerinzew, 1909) und einige meiner Mitarbeiter und ich haben bei einer großen Anzahl von Protozoen diesbezügliche, bestätigende Befunde gemacht, von denen im Bd. 15 des Archivs für Protistenkunde ein großer Teil zur Veröffentlichung gelangt. Die Doppelkernigkeit, resp. der Dualismus des einheitlichen Kernes in lokomotorischen (männlichen) und trophischen (weiblichen) Kernanteil, die Grundlage der Schaudinn'schen Auffassung, scheint hiermit wohl fundiert.

Dadurch kann aber die Schaudinn'sche Auffassung der Sexualität und Befruchtung ohne weiteres auf die Metazoenbefruchtung ausgedehnt werden. Bei Metazoen ist die Differenzierung am weitesten getrieben, indem beim Ei das Centrosom (lokomotorischer, männlicher Kern) ganz rückgebildet oder latent ist, und bei der Befruchtung nur das stark entwickelte Spermacentrosom in Funktion tritt (Boveri). Die Boveri'sche (1902) Auffassung der Befruchtung resp. Entwicklungserregung des Metazoeneies, wonach dieselbe durch das vom Spermatozoon eingeführte aktive Spermacentrosom ausgelöst wird, steht somit nach der von uns durchgeführten Homologisierung von Centrosom und Blepharoplast resp. Caryosom mit der Schaudinn'schen Auffassung in vollkommener Übereinstimmung. Die mit der sexuellen Differenzierung Hand in Hand gehende Rückbildung des Centrosoms und die starke Ausbildung des trophischen Kerns im Ei, sowie das umgekehrte Verhalten in der Spermazelle, hinge demnach doch schon mit dem eigentlichen Wesen der Befruchtung zusammen.

Auf die weite Verbreitung der sexuellen Differenzierung bei Protozoen hat kürzlich v. Prowazek (1907) hingewiesen und dabei den sexuellen Kerndimorphismus klargelegt. Es handelt sich dabei vor

[1]) Bezüglich der Begründung sei auf unsere Arbeit verwiesen.



allem um Flagellaten, Haemosporidien, Coccidien und Gregarinen, wo die Verhältnisse für die Hypothese sehr günstig liegen. Auch AWERINZEFF (1909) hat bei seiner Myxosporidienarbeit die starke Ausbildung des Caryosom's (männlicher, lokomotorischer Kernanteil) bei den Microgameten im Verhältnis zu dem der Macrogameten hervorgehoben und im Sinne der SCHAUDINN'schen Hypothese gedeutet.

Nun hat man bisher immer die weite Verbreitung der isogamen Befruchtung bei Protisten und die allmähliche Ausbildung der Anisogamie in den verschiedenen Gruppen derselben, gegen die Ursprünglichkeit der sexuellen Differenzierung ins Feld geführt und daraufhin das sexuelle Problem vom Wesen der Befruchtung ausgeschlossen (vgl. O. HERTWIG, 1906). Auch ich habe in gelegentlicher Diskussion SCHAUDINN aufangs diesen Einwand gemacht. Die Befunde von PRANDTL und CALKINS u. CHULL an Ciliaten, die autogamen Befruchtungsvorgänge, sowie vor allem die nachher zu erwähnenden experimentellen Erfahrungen von BLACKESLEE bei isogamen Pilzen haben mich jedoch davon abgebracht, und von der Allgemeingültigkeit der Sexualität überzeugt.

Bei den meisten Ciliaten findet sich isogame Conjugation, indem sich zwei Individuen, die als Gametocyten oder vielleicht noch richtiger als Geschlechtstiere (Gamonten) angesprochen werden müssen, aneinanderlegen und gegenseitig den sog. Wanderkern austauschen.[1]) Der Micronucleus der Infusorien ist zwitterig. Die sexuelle Zerlegung des zwitterigen Kernes findet nach den Angaben von PRANDTL (1906), die von CALKINS u. CHULL (1908) für eine andere Art bestätigt

[1]) Die conjugierenden Individuen der Infusorien werden meist mit Unrecht als Gameten bezeichnet. Sie sind jedoch, wie schon LÜHE (1902) betont hat, Gametocyten, ja vielleicht noch richtiger Geschlechtstiere (Gamonten), da sie erst die Gameten (in diesem Falle nur Gametenkerne) liefern. Die Ableitung der Conjugation der Infusorien von einer mit Bildung kleiner Gameten verbundener Copulation (Isomerogamie), wie sie LÜHE (1902) und neuerdings POPOFF (1908) durchgeführt haben, erscheint mir ganz sicher.

Wenn ENRIQUES (1908) meint, daß man nicht alle männlichen Sexualzellen der Protisten Gameten nennen dürfe, wie ich (1904) vorgeschlagen habe, so hat er unrecht, obwohl er in richtiger Weise betont, daß ein sogenannter Microgamet bei Ciliaten (Vorticelliden) den Microgameten anderer Protisten nicht homolog ist. Die Sache liegt eben so, daß die sog. Gameten der Infusorien keine Gameten, sondern ganze Geschlechtsindividuen sind. Die interessanten sexuellen Differenzierungen, die ENRIQUES (1907 u. 1908) beschrieben hat, beziehen sich mithin ebenfalls nicht auf Gameten, sondern auf ganze Geschlechtstiere. Daher können sie auch in der hier behandelten Frage nicht ohne weiteres herangezogen werden.

wurden, in einer einzigen Kernteilung statt, nämlich nach den beiden Reduktionsteilungen durch die bekannte 3. Teilung der Micronuclei in den Wanderkern (männlich) und den stationären Kern (weiblich), die man physiologisch schon lange als sexuell different betrachten mußte. Die zitierten Beobachtungen haben ergeben, daß diese Kerne auch morphologische Differenzen im Sinne der Doppelkernigkeit aufweisen. Beim männlichen Kern überwiegen die animalen, lokomotorischen Eigentümlichkeiten, Ausbildung einer kräftigen Plasmastrahlung bei geringerer Größe. Dadurch wird die Doppelbefruchtung und die merkwürdige 3. Teilung des Micronucleus, über die mancherlei unbefriedigende Erklärungsversuche gegeben wurden (VERLUYS 1906), verständlich.

Nach einer gelegentlichen Notiz von SCHAUDINN (1905, p. 31) sollen auch bei der ähnlichen Teilung von *Entamoeba coli* gleiche Verhältnisse vorliegen. Auch bei Gregarinen haben neuere Untersuchungen für Formen von scheinbarer Isogamie ergeben, daß die Gametenkerne hier sexuell differenziert sind in einer Weise, die der Hypothese günstig ist (BRASIL, 1905, HOFFMANN, 1909 usw.). Die sonst bei Protozoen bekannten Fälle von Isogamie (*Amoeba diploidea*, (HARTMANN u. NÄGLER, 1908), *Trichosphaerium* (SCHAUDINN, 1897), Foraminiferen (SCHAUDINN, WINTER, 1907), *Chlamydophrys stercorea* (SCHAUDINN, 1903 b), Heliozoen (SCHAUDINN, HERTWIG, 1898)) haben bisher noch keinen Anhaltspunkt geliefert, sind allerdings auch noch kaum unter diesem Gesichtspunkt untersucht. Bei Algen, wo die isogame Befruchtung am meisten verbreitet ist, ist kaum eine cytologisch, geschweige nach dieser Richtung studiert.

Wie ersichtlich, sind die morphologischen Befunde für eine Verallgemeinerung der sexuellen Differenzierung noch nicht gerade reichlich, doch erscheint die Aussicht, daß die Fälle sich bald mehren werden, vielversprechend.

Zwingender noch als die erwähnten morphologischen Befunde scheinen mir nun die experimentellen Untersuchungen von BLACKESLEE (1904 u. 1906) über die Sexualität bei Pilzen die Allgemeinheit der sexuellen Differenzierung zu erweisen. Sie haben auf ganz anderem Wege, und völlig unbeeinflußt davon, zu den ähnlichen Schlüssen geführt, wie die morphologischen Studien SCHAUDINN's an Trypanosomen, und das fällt doch schwer ins Gewicht.

Bei *Mucor* war es bis vor kurzem schwer Copulation (eine Isogametangiencopulation) zu erhalten. BLACKESLEE fand nun, daß es bei *Mucor* zwei Sorten von Mycelfäden und Sporen gibt, männliche und weibliche, die morphologisch bisher nicht zu unterscheiden sind.

Nur wenn in einer Kultur gleichzeitig männliche und weibliche Sporen ausgesät werden, kommt es an den Stellen, wo die verschiedenen Mycelien beim Wachstum sich treffen zur Copulation und Zygotenbildung. Schon die aus der Copulation hervorgegangenen Zygoten sind bei morphologischer Gleichheit sexuell different.

Auch bei manchen *Spirogyra*-Arten gibt es weibliche und männliche Fäden, die offenbar aus schon sexuell differenzierten Zygoten hervorgehen (Tröndle, 1907). Während man aber früher nur eine physiologische Verschiedenheit der copulierenden Zellen annahm, indem man die des Fadens, die in den anderen überwandern, als männliche bezeichnete, stellte Tröndle fest, daß auch morphologisch ein Unterschied vorhanden ist, indem ein männlicher Faden von gleicher Länge mehr Zellen enthält als ein weiblicher.

Bei *Phycomyces nitens* konnte Blackeslee dagegen nicht nur experimentell männliche und weibliche Sporen und entsprechend Mycelien nachweisen, sondern auch indifferente.

Wir sehen, die Resultate stimmen mit den morphologisch entwicklungsgeschichtlichen Befunden Schaudinn's an *Haemoproteus* auffallend überein. Die Kernverhältnisse bei den Mucorineen und Spirogyren sind leider noch nicht genügend untersucht. Aber selbst wenn sich hierbei keine morphologischen Resultate im Sinne des sexuellen Kerndualismus ergeben würden, so lehren diese Fälle, daß die Annahme einer allgemeinen sexuellen Differenzierung auch bei isogamer Befruchtung ein logisches Postulat ist, wenn es auch nicht möglich ist anzugeben, worin dann die Sexualität begründet ist.

Ob sich der sexuelle Kerndualismus als allgemein wird nachweisen lassen, muß der Zukunft überlassen bleiben, ebenso die Beantwortung der Frage, ob in dem Kerndualismus und seiner ungleichen Verteilung und Ausbildung die Sexualistät allein begründet ist. Ich selbst halte letzteres sogar für höchst unwahrscheinlich und möchte die Lehre vom sexuellen Kerndualismus zunächst nur als die beste Arbeitshypothese betrachten, um in das noch immer große Mysterium der Befruchtung und Sexualität tiefer einzudringen.

Literaturverzeichnis.

ALLEN, CH. E. (1905): Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 23.

AWERINZEW (1909): Studien über parasitische Protozoen. I. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 Heft 1.

BARY, A. DE (1858): Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

— (1878): Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Botan. Zeitung Bd. 36.

BLACKMAN (1904): On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uridineae. Ann. Bot. Vol. 18.

BLACKMAN, O. H. and FRASER, H. J. (1905): On the Sexuality and Development of the Ascocarp of Humaria granulata. Proc. Roy. Soc. London Ser. B Bd. 77 1905/06.

— (1906): Further Studies on the Sexuality of Uridineae. Ann. Bot. Bd. 20.

BLAKESLEE (1904): Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad. Vol. 40.

— (1906): Zygospores-germinations in the Mucorineae. Annal. Mycol.

BENSEN, W. (1908): Bau und Arten der Gattung Lamblia. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Vol. 61.

BOHNE, A. u. PROWAZEK, S. v. (1908): Zur Frage der Flagellatendysenterie. Arch. f. Protistenk. Bd. 12.

BOVERI (1902): Problem der Befruchtung. Jena 1902.

— (1907): Zellenstudien. VI. Jena 1907.

BRASIL, L. (1905): Recherches sur la réproduction des Gregarines monocystidées. Arch. Zool. expér. et gén. Sér. 4 Vol. 3.

BRAUER, A. (1894): Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. mikr. Anat. Bd. 43.

BÜTSCHLI, O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Vol. 10.

— (1882): Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Vol. 5.

— (1885): Gedanken über die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörper. Biol. Centralbl. Bd. 4.

— (1887—1889): Protozoa. III. Ciliata. BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.



CALKINS and CULL (1908): The Conjugation of Paramaecium aurelia. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

CAULLERY, M. et MESNIL, F. (1905): Recherches sur les Actinomyxidies. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.

CHMIELEVSKY, V. (1890): Materialien zur Morphologie und Physiologie des Sexualprozesses bei niederen Pflanzen. Arb. Ges. Naturf. Charkower Univ. Bd. 25

CHRISTMAN, A. H. (1905): Sexual Reproduction of the Rusts. Bot. Gaz. Bd. 39.

— (1907): The Nature and Development of the primary Uredospore. Trans. Visconsin Ac. Sc. Vol. 15 Part II.

CLAUSSEN, P. (1906): Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 24.

— (1907): Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. Ibid. Bd. 25.

DANGEARD, P. (1900): La reproduction sexuelle des Champignons. Le Botaniste.

— (1901): Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le Polytoma uvella. Le Botaniste. 1901. Vol. 1.

— (1906): La fécondation nucleaire chez les Mucorinées. Compt. R. A. Sc. Paris T. 142 p. 645—646.

DISTASO (1908): Sui processi vegetativi e sull' incistidamento di Actinophrys sol. Arch. f. Protistenk. Bd 12.

DOBELL (1908a): On the Intestinal Protozoan Parasites of Frogs and Toads. Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 14.

— (1908b): Notes on some Parasitic Protists. Quart. Journ. Micr. Sc. V. 52.

— (1908c): Some Remarks on the „Autogamy“ of Bodo lacertae Grassi. Biolog. Centrbl. Bd. 28.

ENRIQUES, P. (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

— (1908): Conjugation und Geschlechtsdifferenzierung bei Infusorien. II. Ibid. Bd. 12.

FAIRCHILD, D. G. (1897): Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum EIDAM. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 30.

FARMER, S. B. and DIGBY, L. (1907): Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. Bot. Bd. 21.

FRASER, H. C. J. (1907): On the Sexuality and Development of the Ascocarp in Lachnea stercorea PERS. Ann. Bot. Bd. 21.

— (1908): Contribution to the Cytology of Humaria rutilans FRIES. Ibid. Bd. 22.

GOLDSCHMIDT, R. (1904): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Vol. 21.

GOROSCHANKIN (1890): Beiträge zur Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. Chlamydomonas Braunii. Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou.

GUILLIERMOND (1902): Recherches cytologiques sur les levures et quelques formes Levures. Thèse. Paris.

HAECKER, V. (1899): Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

— (1907): Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1907.

HARPER, R. A. (1900): Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. Ann. Bot. Bd. 14.



Hartmann, Max (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen usw. Biol. Centralbl. Bd. 24.

— (1907a): Praktikum der Protozoologie, in Kisskalt u. Hartmann, Prakt. d. Bakt. u. Protozoologie. Jena.

— (1907b): Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

— (1908): Eine neue Dysenterieamöbe. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.

Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Hartmann, M. und Nägler, K. (1908): Copulation bei Amoeba diploidea mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1908.

Hertwig, O. (1906): Allgemeine Biologie. Jena 1906.

— R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. bayr. Akad. Wiss. München Bd. 19.

— (1899): Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1899 Heft 2.

— (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. München Vol. 32.

— (1902/1903): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys.

— (1903): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Vol. 23.

Jahn, E. (1907): Myxomycetenstudien. 6. Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 25.

— (1908): Myxomycetenstudien. 7. Ceratiomyxa. Ibid. Bd. 26 Heft 5.

Karsten, G. 1896/97. Untersuchungen über Diatomeen. I. III. Flora. Vol. 82 u. 83.

— (1904): Die sog. Microsporen der Planktondiatomeen und weitere Entwicklung, beobachtet an Corethron Valdiviae. Ber. deutsch. bot. Ges.

— (1908): Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis. Flora (1. H. Bd. 99) 1908.

Keysselitz, G. (1908a): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

— (1908b): Studien über Protozoen. Ibid.

Klebahn (1896): Zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. Rhopalodia gibba O. M. Pringsh. Jahrb. Bd. 29.

Kränzlin, H. (1907): Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

Krassilstschik, J. (1882): Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma. Anat. Anz. Vol. 5.

Loewenthal, W. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

Lotsy, J. P. (1905): Die x-Generation und die 2x-Generation. Biol. Centralbl. Bd. 25.

— (1907): Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1: Algen und Pilze. Jena 1907.

LÜHE, M. (1902): Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schrift. physik. ökon. Ges. Königsberg Jahrg. 43.

MAIRE, R. (1902): Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Annexé au Bull. Soc. Myc. France Fasc. 4.

MOORE u. BREINL (1908): The Cytology of the Trypanosome. P. I. Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. 1.

MOROFF, TH. (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

NERESHEIMER, E. (1908): Der Zeugungskreis des Ichthyophthirius. Ber. bayr. biol. Versuchsstation München Bd. 1.

OLTMANNS, F. (1904): Morphologie und Biologie der Algen. 1. Bd. Spezieller Teil. Jena 1904.

— (1905): Dasselbe. 2. Bd. Allgemeiner Teil. Jena 1905.

POPOFF (1908): Die Gametenbildung und Conjugation von Carchesium polypinum L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.

PRANDTL, H. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.

PROWAZEK, S. v. (1901): Kernteilung und Vermehrung bei Polytoma. Österr. bot. Zeitschr. Vol. 51.

— (1903): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

— (1904a): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 21.

— (1904b): Die Entwicklung von Herpetomonas. Ibid. Bd. 20.

— (1905): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae. Ibid. Bd. 22.

— (1907): Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

RAMLOW, G. (1906): Zur Entwicklungsgeschichte von Thelebolus stercoreus TODE. Bot. Zeitschr. Bd. 64 1. Abt.

RUHLAND, W. (1901): Zur Kenntnis der intracellulären Caryogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Zeit.

SCHAUDINN, F. (1896): Über die Copulation von Actinophrys sol. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.

— (1902a): Studien über krankheitserregende Protozoen. II.

— (1902b): Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. Bacillus bütschlii. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

— (1903a): Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. Bacillus sporonema. Ibid. Bd. 2.

— (1903b): Studien über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Ibid. Bd. 19.

— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaeta. Ibid. Bd. 20.

— (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. deutsch. zool. Ges. 1905.

SCHRÖDER, O. (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa labrazesi. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

SWARCZEWSKY (1908): Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris EHRBG. Arch. f. Protistenk. Bd. 12.

TRÖNDLE, A. (1907): Über Copulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Zeitung Jahrg. 65 Abt. 1.



Versluys (1906): Über die Conjugation der Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 26.

Vuillemin, P. (1900): Développement des azygospores d'Entomophthora. C. R. Ac. Sc. Paris T. 130.

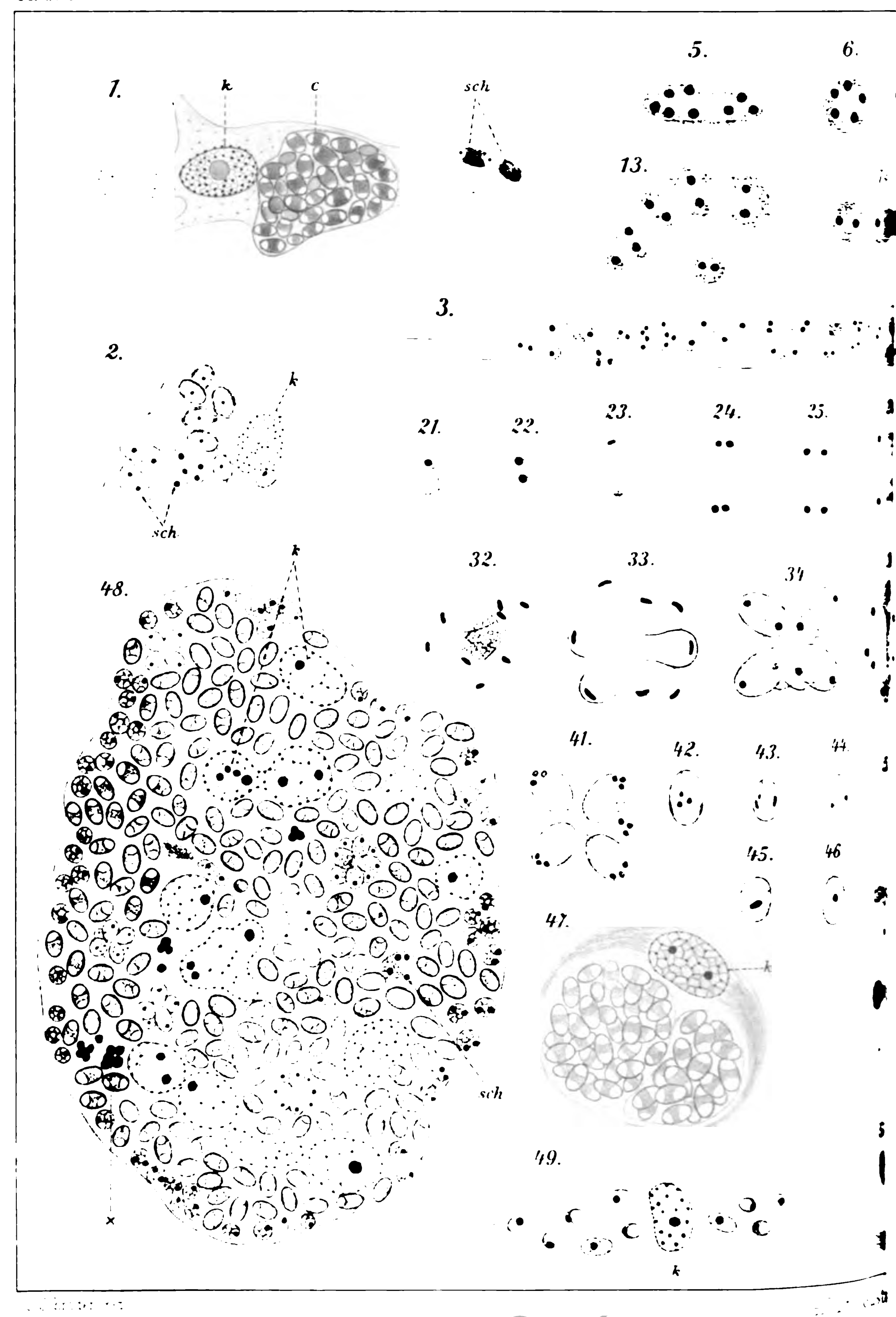
Weismann (1902): Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.

Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1.

Winter, Fr. (1907): Zur Kenntnis der Thalamophoren. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Winkler, Hans (1906): Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. jardin bot. Buitenzorg 2. sér. T. 5.

— (1908): Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena.


1.
k
c
sch
5.
6.
13.
3.
2.
k
sch
21.
22.
23.
24.
25.
48.
k
32.
33.
34
41.
42.
43.
44.
45.
46
47.
k
sch
x
49.
k

7. 8. 9. 10. 11. 12.

15. 16. 17. 18. 19. 20.

4.

27. 28. 29. 30. 31.

36. 37. 38. 39. 40.

51. 52. 53.

k

k

54.

59.

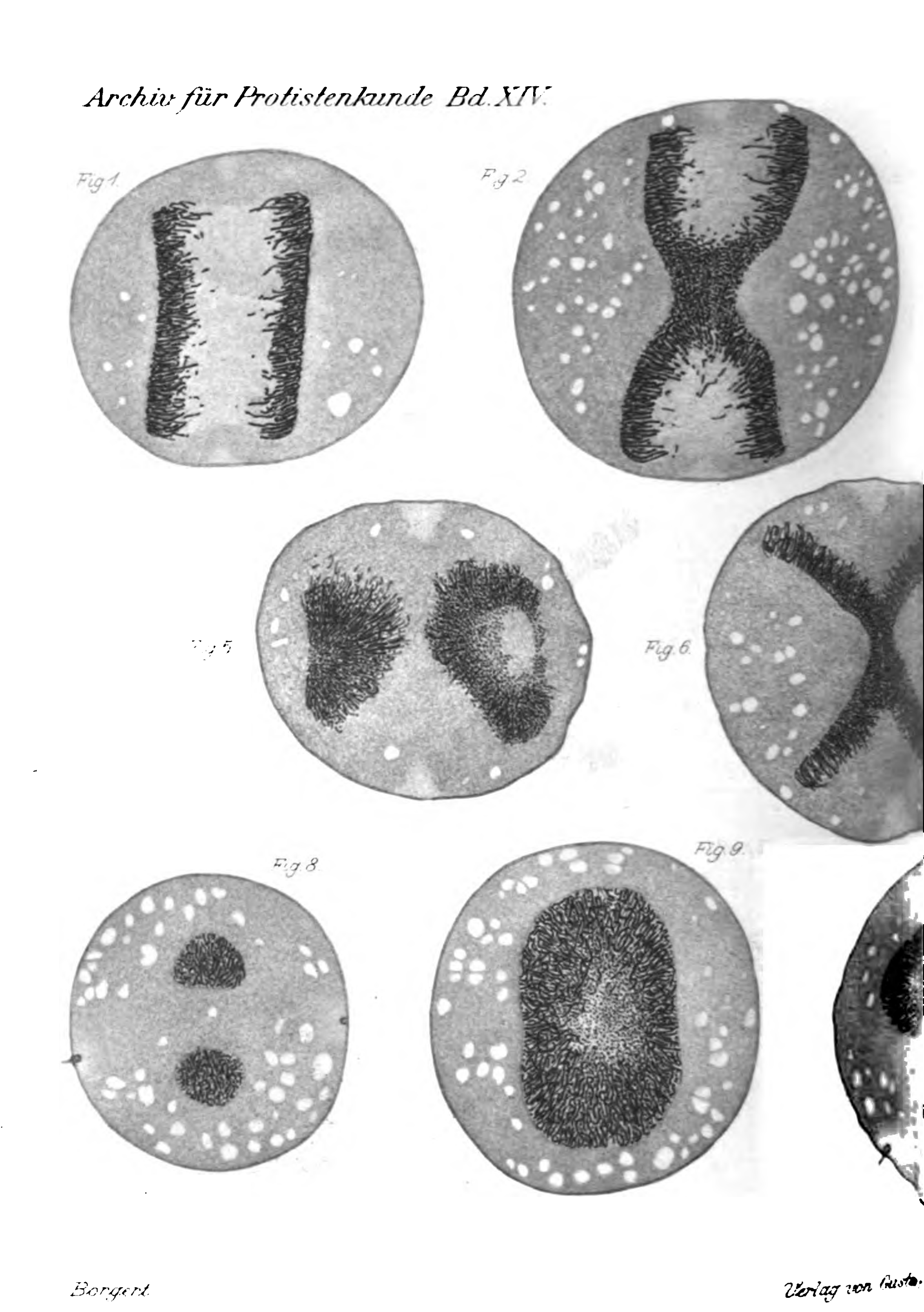
60.

56 57. 58.

k

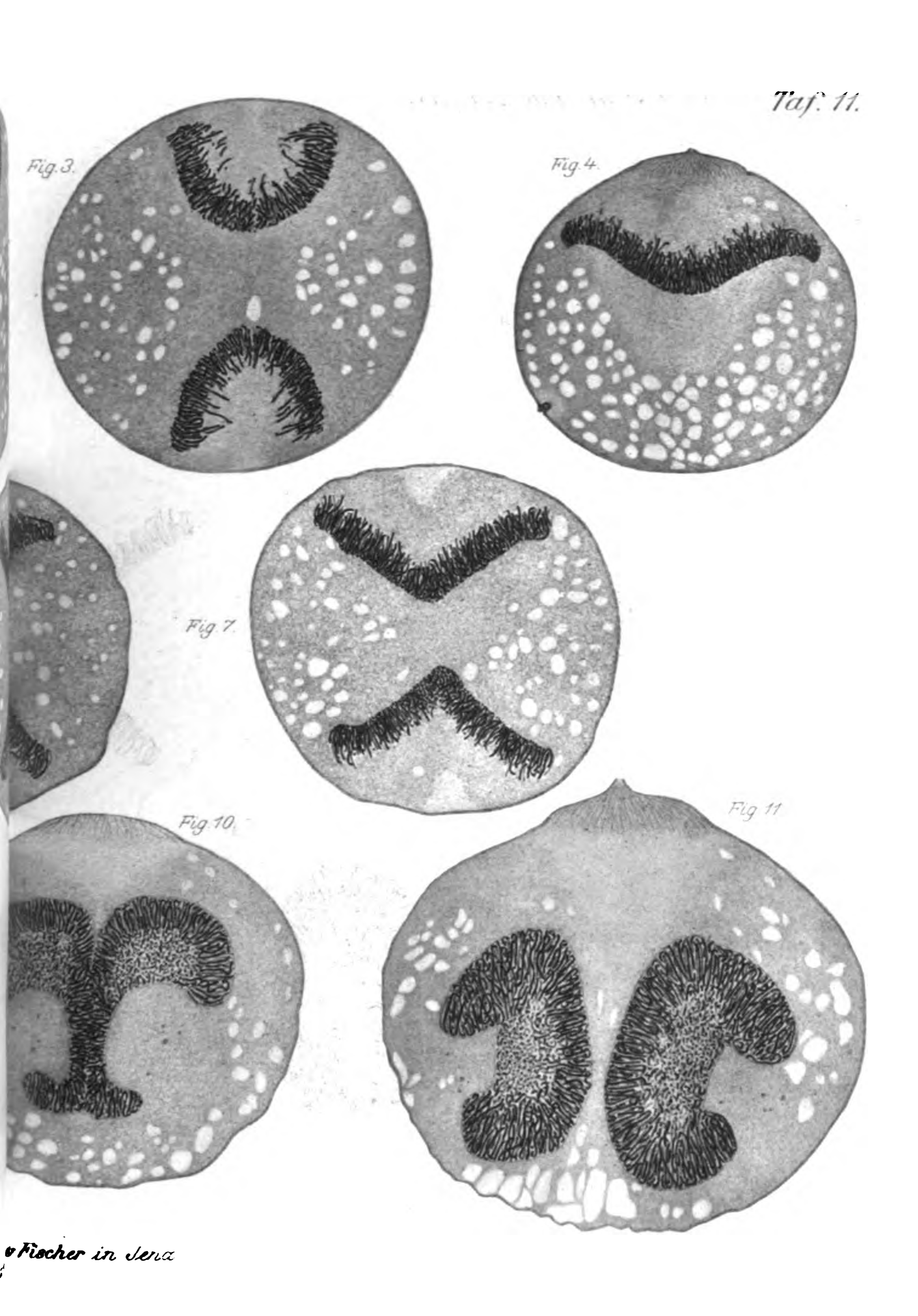
Fischer, Jena

Archiv für Protistenkunde Bd. XIV.



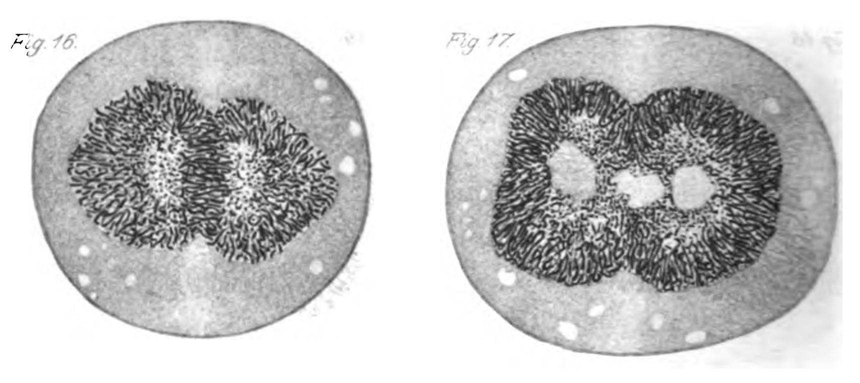
Borgert.

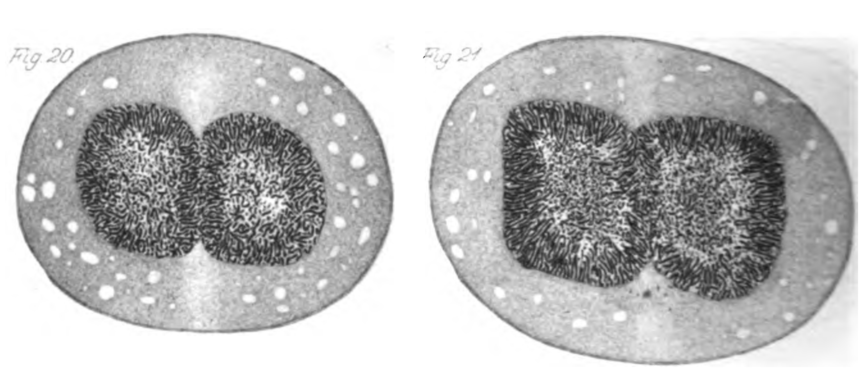
Verlag von Gust[...]



v. Fischer in Jena

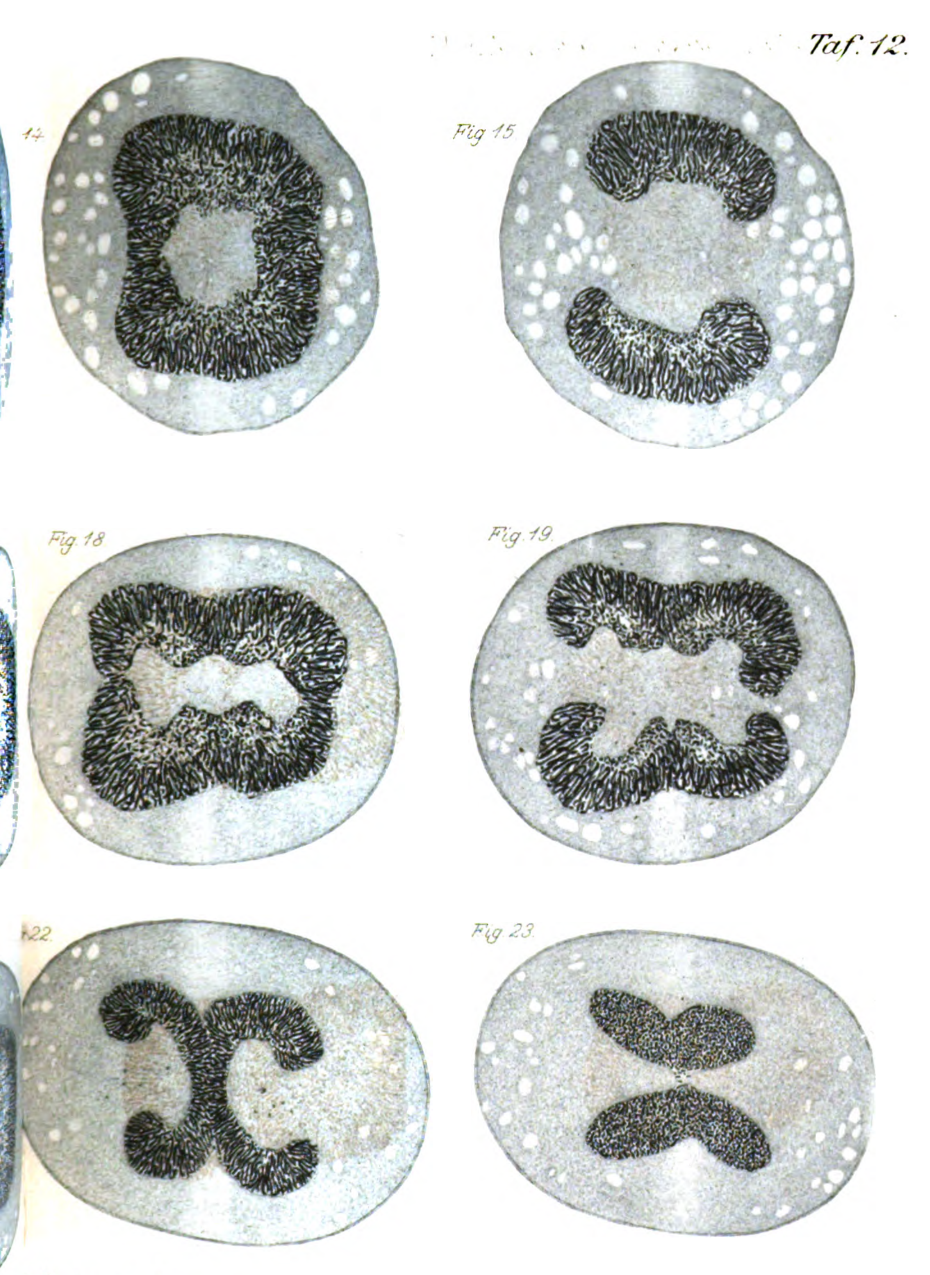






Borgert

Taf. 12.



Fischer in Jena.

Archiv für Protistenkunde Bd. XIV.

Fig. 24.

Fig. 25.

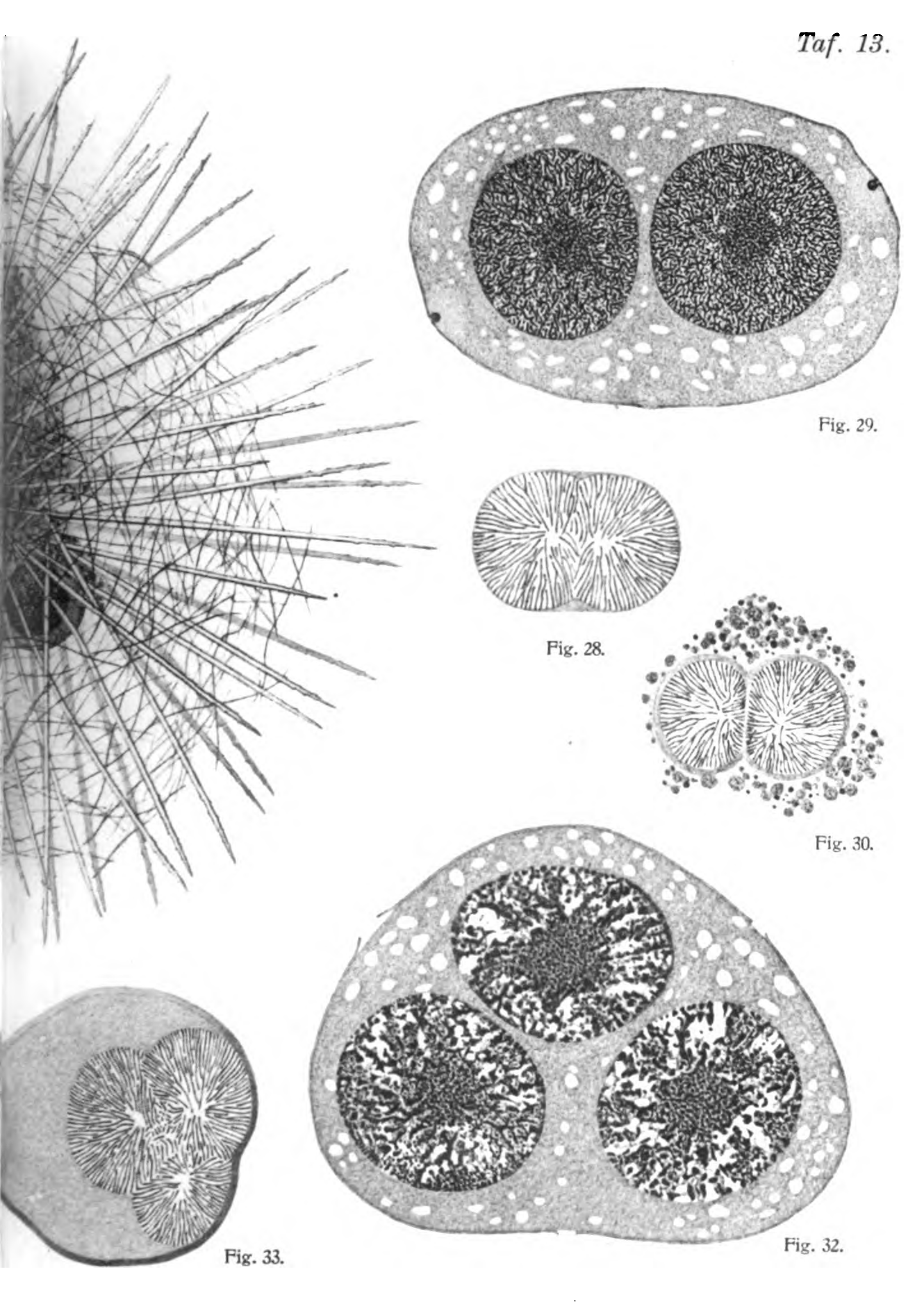
Fig. 27.

Fig. 26.

Fig. 31.

Borgert.

Verlag von Gustav F



lscher in Jena.

Fig. 34.

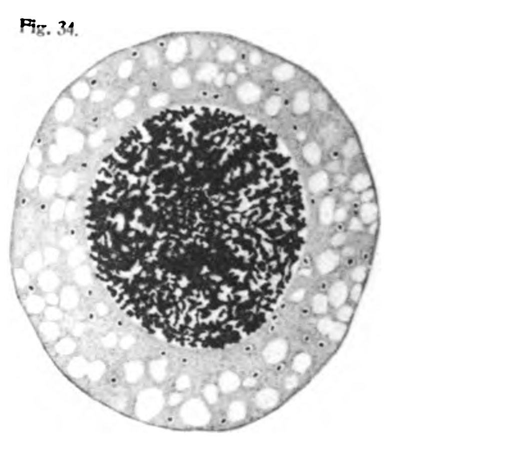
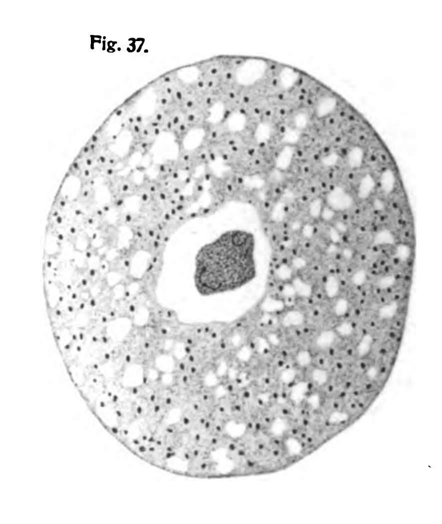
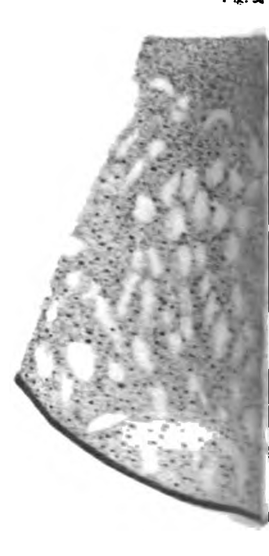




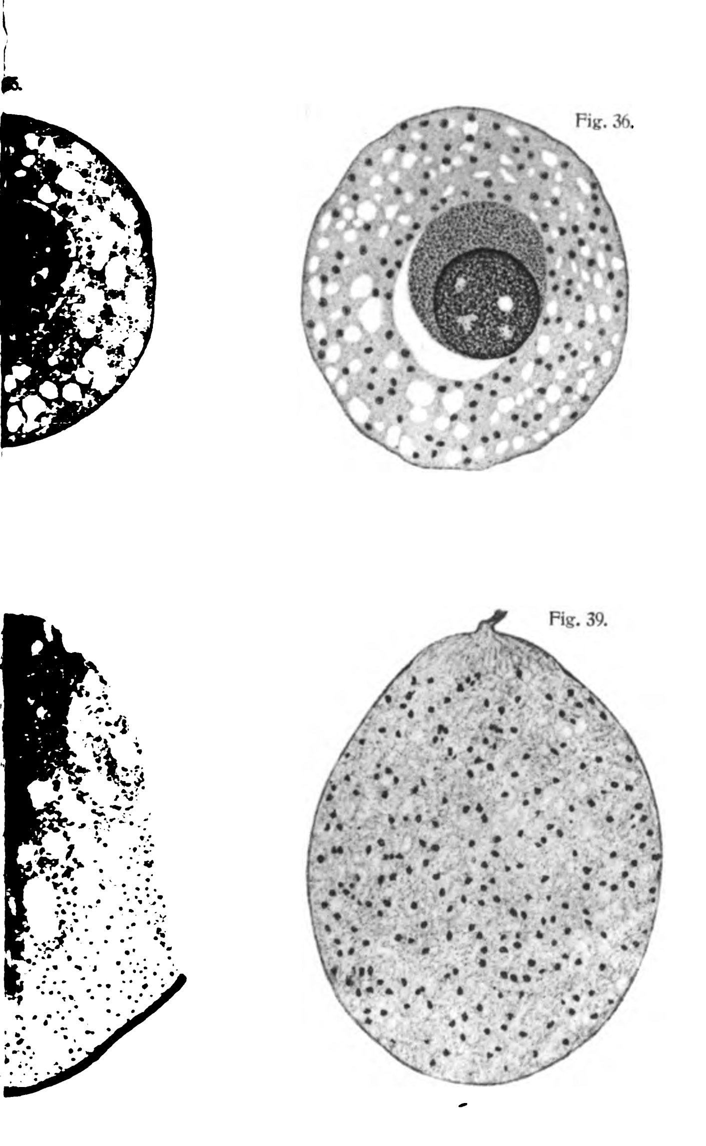
Fig. 37.





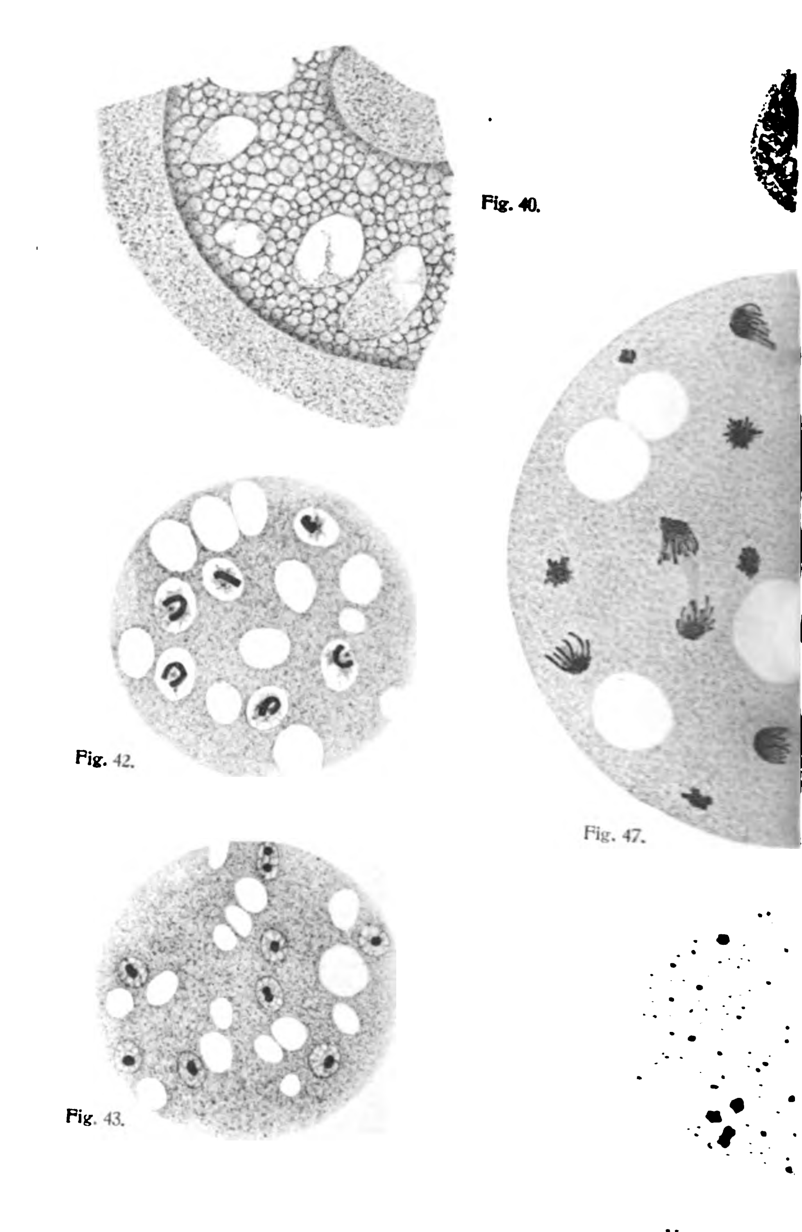
Borgert.

Verlag von Gustav



[...]scher in Jena.

Archiv für Protistenkunde Bd. XIV.



Borgert.

Verlag von G

Taf. 15.

Fig. 41.

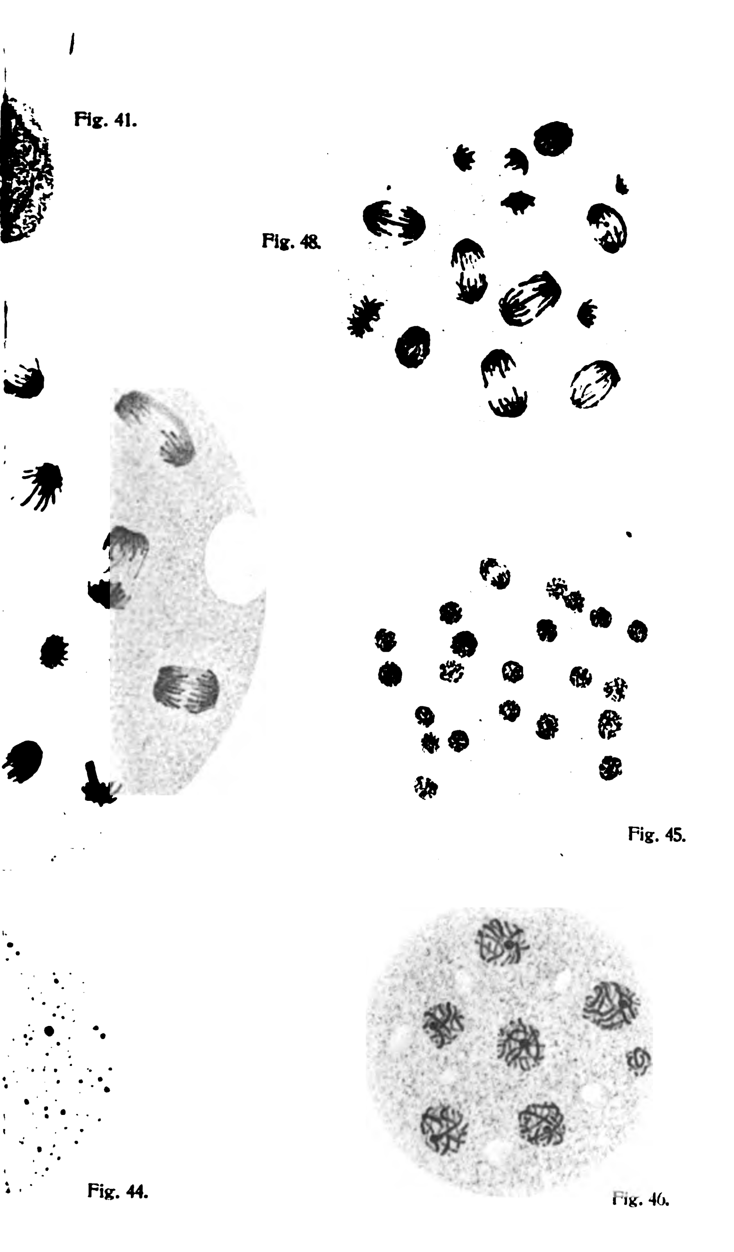


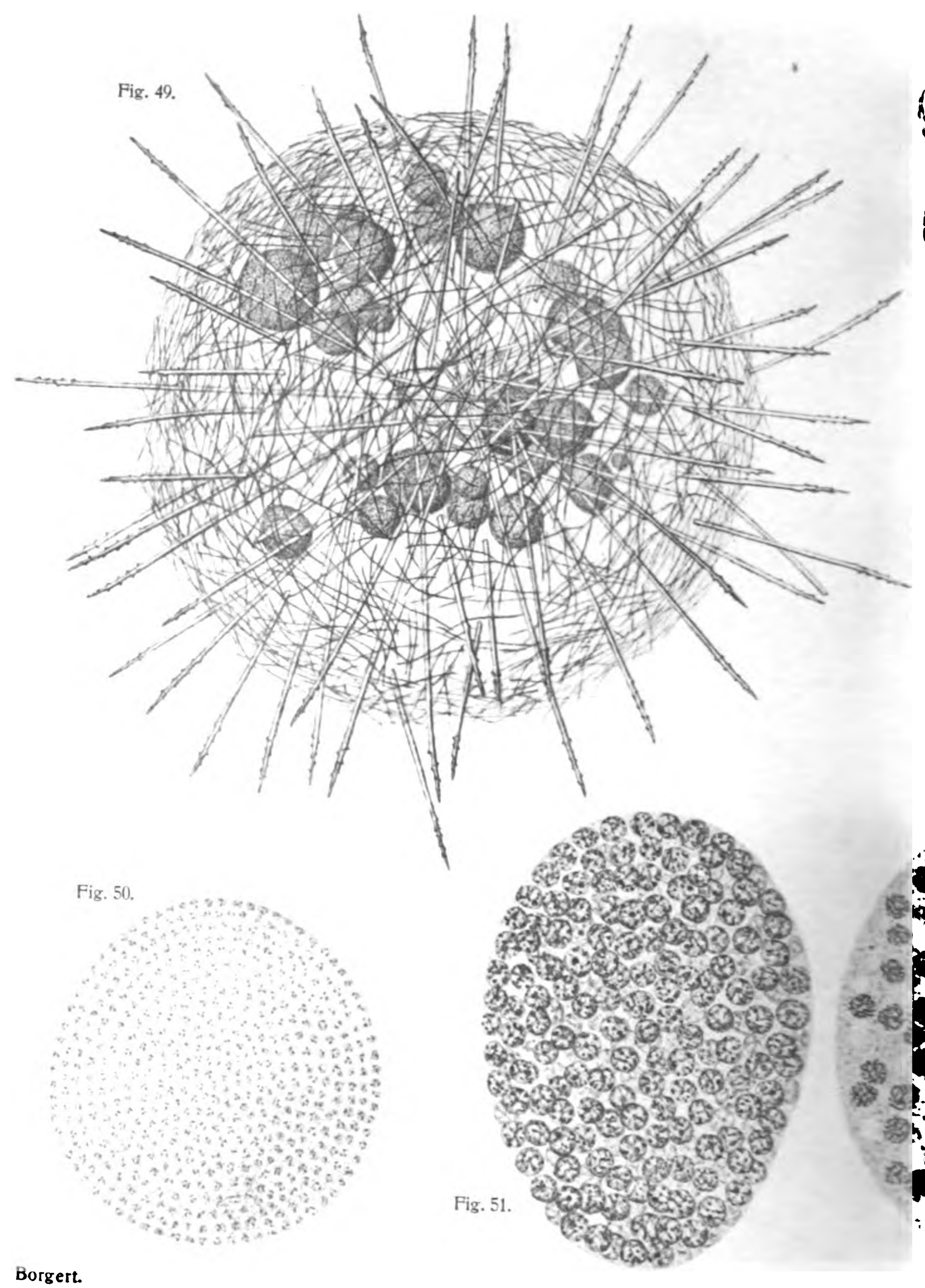
Fig. 48.

Fig. 45.

Fig. 44.

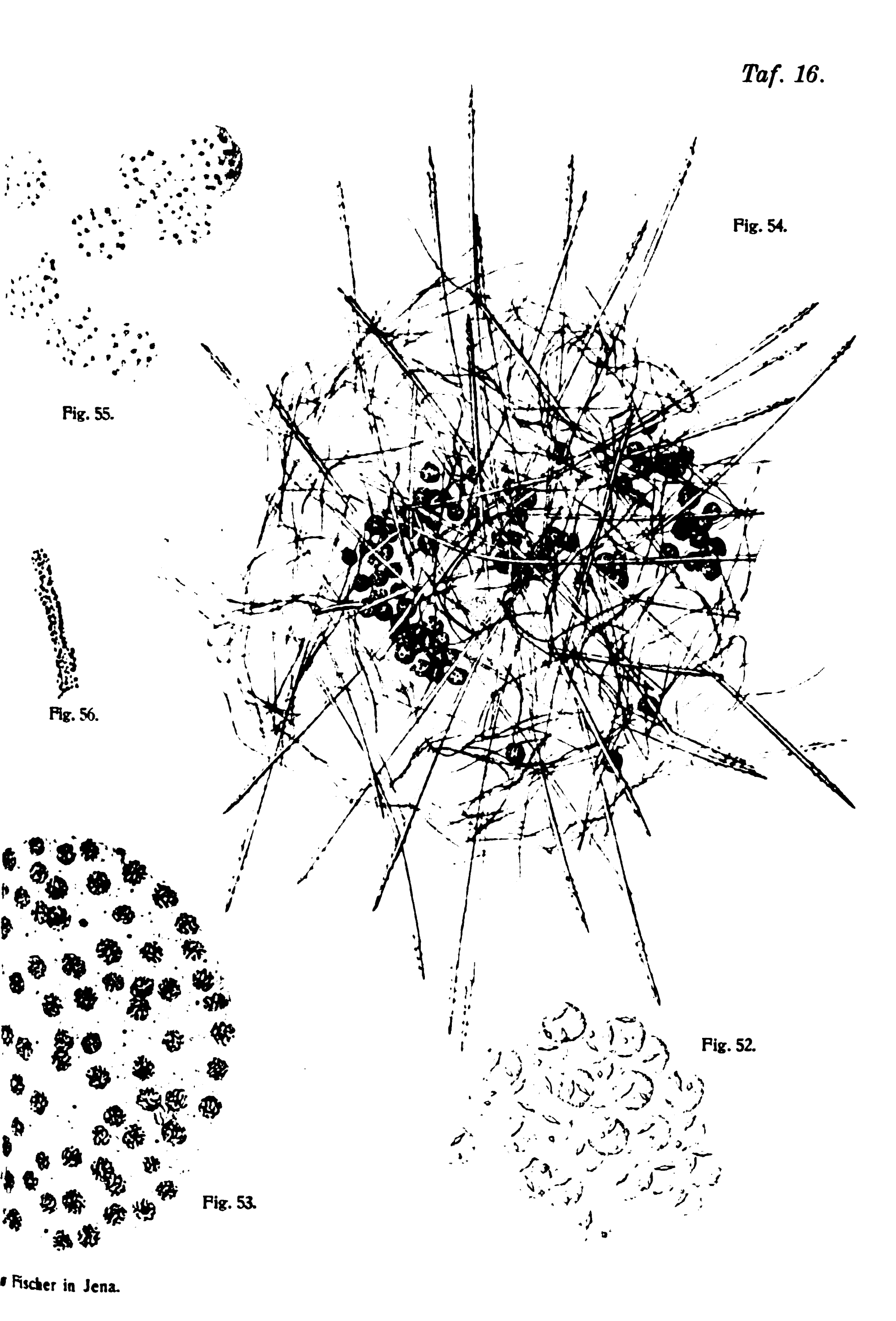
Fig. 46.

ustav Fischer in Jena.



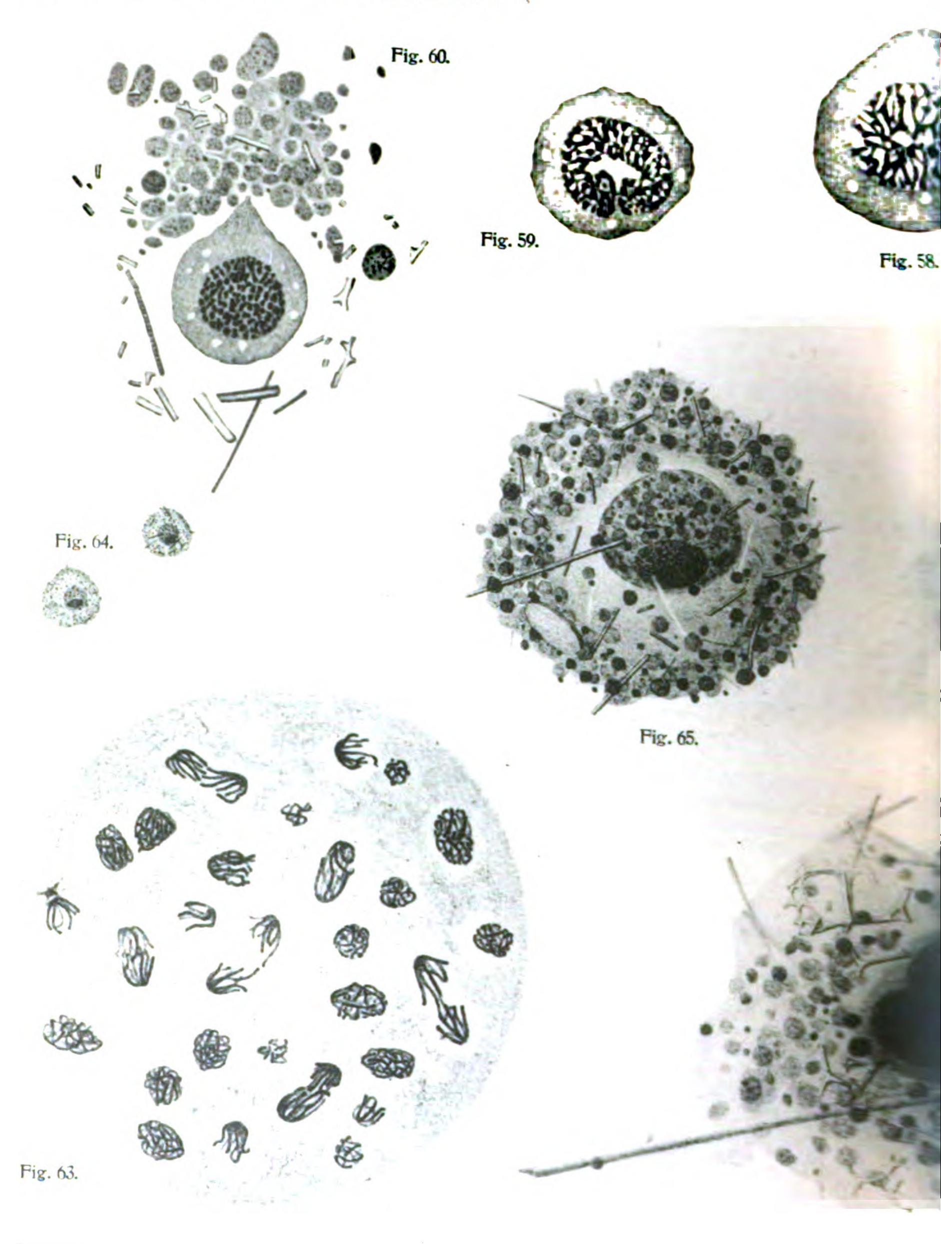
Borgert.

Verlag von Gus



Fischer in Jena.

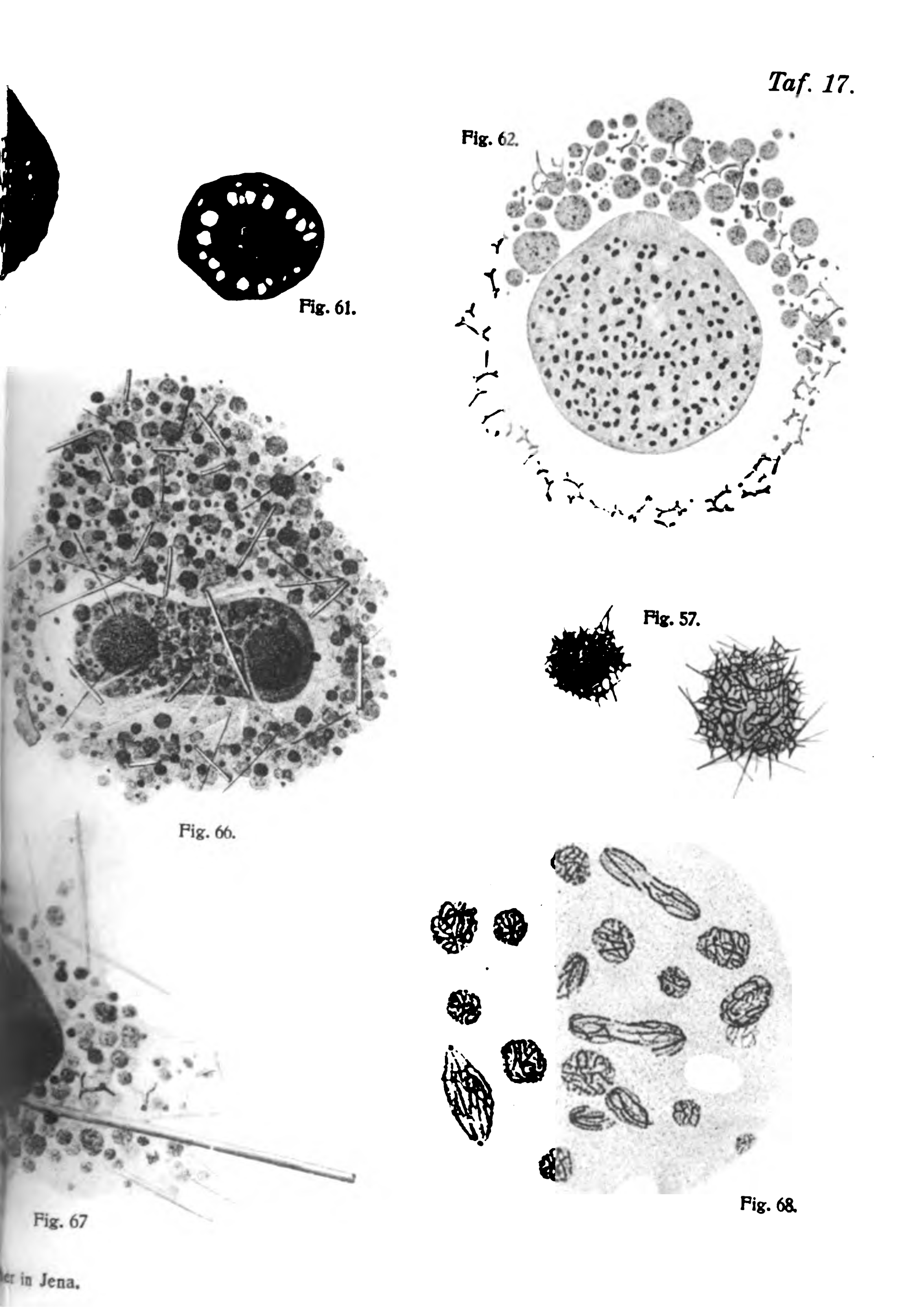
Archiv für Protistenkunde Bd. XIV.



Borgert.

Verlag von Gustav

Taf. 17.



...er in Jena.

Studien über parasitische Protozoen.

II. *Lymphocystis johnstonei* Woodc. und ihr Kernapparat.

Von

S. Awerinzew,

Privatdozent an der Universität St. Petersburg.

(Hierzu 16 Textfiguren.)

Als ich mit der Untersuchung der Parasiten verschiedener Fische der Barents-See beschäftigt war, fand ich unter anderem auf der Haut der dort sehr gemeinen Flunder (*Pleuronectes flesus*) kleine weißliche Anschwellungen; diese Anschwellungen fanden sich bald einzeln, bald aber gruppenweise angeordnet, in Gestalt recht beträchtlicher Anhäufungen, welche ihrer Gestalt nach einigermaßen an die Früchte der Maulbeere oder der Brombeere erinnerten.

Diese Anschwellungen auf dem Körper der Flundern sind verhältnismäßig selten zu beobachten; im Sommer 1906 waren von allen durch mich gefangenen Flundern, deren Zahl sich auf mehrere Hunderte belief, nur 10—11 Proz. mit Anschwellungen versehen; die Ausbeute des Sommers 1907 dagegen ergab eine noch viel geringere Zahl infizierter Fische, und zwar etwa 5 Proz.

Bei genauer Betrachtung der erbeuteten Flundern wird man sich stets mit Leichtigkeit davon überzeugen können, ob dieselben mit den fraglichen Anschwellungen versehen sind oder nicht, indem die kleinen weißlichen Protuberanzen auf der dunklen Haut der Fische deutlich hervortreten.

Meist finden sich auf jeder einzelnen Flunder nur wenige, 2—3, Anschwellungen an verschiedenen Teilen des Körpers; nur in



seltenen Fällen kann man außer einer Menge (bis über 100) einzelner Anschwellungen auch noch große Anhäufungen derselben an verschiedenen Stellen des Körpers von *Pleuronectes flesus* beobachten, und zwar hauptsächlich auf dem Kopfe, aber auch in der Nähe der Flossen und auf den Flossen selbst.

Öffnet man die Fische, so findet man an den inneren Organen gewöhnlich keine derartigen Anschwellungen; in solchen Fällen jedoch, wo diese letzteren an der Außenseite des Fisches die höchste Stufe ihrer Ausbreitung erreichen, kann man diese weißen Körperchen von ovaler, runder oder polygonaler Gestalt in großer Anzahl auch auf dem Mesenterium und der Darmwand, sowie auch in den Ovarien und namentlich in der Leber antreffen.

Als ich die beobachteten Anschwellungen unter dem Mikroskope untersuchte, war es mir unmöglich in denselben Bestandteile ausfindig zu machen, welche mit Sporen von Myxosporidien oder irgend welchen anderen geformten Elementen hätten identifiziert werden können. In einigen Fällen konnte der Inhalt einer solchen Anschwellung oder vielmehr, wie sich später herausstellte, der in ihr enthaltenen Cyste, nur mit gewisser Anstrengung zerdrückt werden, erschien dabei prall und elastisch und ließ sich nur bei stärkerem Drucke auf dem Objektträger gleichsam auseinanderschmieren, wobei sich auf letzterem zähe Fäden bemerkbar machten; in anderen Fällen zerplatzte die Cyste fast ohne den geringsten Widerstand, indem sie selbst einem schwachen Drucke, der auf sie ausgeübt wurde, nachgab, und aus ihrem Innern floß dann eine weißliche Flüssigkeit hervor, in welcher eine Menge kleinster Körnchen suspendiert war.

Aus eigener Erfahrung war mir wohl bekannt, wie schwer es bisweilen fällt, bei dem Studium einiger Parasiten solche Stadien zu finden, welche einen wirklichen Hinweis auf die Stellung derselben im System geben können; aus diesem Grunde schreckte ich nicht vor den Schwierigkeiten meiner Aufgabe zurück, indem ich darauf rechnete, daß es mir gelingen würde, unter Anwendung verschiedener Methoden und an der Hand eines reichhaltigen Materials zu einem mehr oder weniger befriedigenden Resultate zu gelangen.

Für die Untersuchung der Cysten des Parasiten von *Pleuronectes flesus* habe ich folgende Methoden angewendet: vor allem isolierte ich die einzelnen Cysten aus den Anschwellungen, wobei dieselben sich mit Leichtigkeit aus dem sie umgebenden Gewebe herausschälen ließen, indem sie stets in den mit Lymphe angefüllten intercellulären Zwischenräumen liegen; sodann verbrachte ich diese Cysten auf den

Objektträger, verschmierte ihren Inhalt vermittels eines Hornspatels in einer möglichst dünnen und gleichmäßigen Schicht auf demselben und fixierte sodann mit verschiedenen Fixierungsmitteln.

Gleichzeitig fixierte ich die zu untersuchenden Cysten auch in toto, entweder gemeinschaftlich mit dem sie umgebenden Gewebe oder nachdem sie zuvor aus demselben herauspräpariert worden waren.

Zum Fixieren verwendete ich meistens gewärmte Schaudinn'sche Flüssigkeit, oder aber heiße konzentrierte Sublimatlösung. Außerdem habe ich, gewissermaßen zur Kontrolle, auch noch einige andere fixierende Mischungen angewendet, so z. B. Flemming'sche und Hermann'sche Mischung u. a. m.

Die bei der Anwendung aller dieser Reagentien erzielten Resultate stimmen fast gänzlich miteinander überein, so daß es in diesem Falle, wie auch für alle übrigen Protozoen, am einfachsten ist, die Schaudinn'sche Mischung zu verwenden.

Die auf dem Objektträger zerdrückten Cysten bearbeitete ich sodann in der gleichen Weise, wie dies meist mit auf den Objektträger geklebten Objekten geschieht. Die in toto fixierten Anschwellungen wurden über Xylol in Paraffin eingebettet und aus denselben Schnitte verschiedener Dicke (0,002—0,010 μ) angefertigt.

Was die Färbemethoden betrifft, so habe ich die allerverschiedensten derselben angewendet, indem alle möglichen Unklarheiten im Bau der Cysten mich dazu veranlaßten, bei der Anfertigung der Präparate die größte Mannigfaltigkeit in der Technik walten zu lassen; ich nahm dabei an, daß auf diesem Wege, durch Vergleichung, am ehesten genaue Resultate zu erzielen sein würden.

Außer den gewöhnlichen Färbemethoden (Boraxkarmin, Thionin, Delafield'sches Hämatoxylin, Hämalaun nach Mayer) habe ich auch noch die Färbung mit Heidenhain'schem Hämatoxylin und eine ganze Reihe von Doppelfärbungen angewendet; von letzteren sind, abgesehen von den allergebräuchlichsten, die Färbungen nach der Methode von Mallory und Giemsa zu nennen, sodann die von mir selbst kombinierte Färbung mit einer methylalkoholischen Lösung von eosinsaurem Methylenblau und nachfolgender Differenzierung durch Aceton. Diese Färbung leistet in gewissen Fällen ganz besonders wertvolle Dienste bei der Feststellung der verschiedenen Differenzierungen des Chromatins (Basi- und Oxychromatin); bei ihrer Anwendung lassen sich häufig die feinsten Teilchen des Chromatins (Nuclein) sehr deutlich unterscheiden, indem dieselben sich intensiv blau färben, während Plasma und Plastin (d. h. Pyrenin)

in verschiedenen Nuancen schön rosa gefärbt erscheinen. Der hervorragende Glanz des auffallend gefärbten Plastins gestattet außerdem dieses letztere leicht von den dasselbe umgebenden Protoplasmateilchen zu unterscheiden.

Schnitte, welche während 10—15 Minuten mit einer schwachen Lösung von eosinsaurem Methylenblau (3—4 Tropfen auf 1 ccm destillierten Wassers) gefärbt worden sind, lassen sich rasch durch Aceton differenzieren und werden sodann über Aceton-Xylol und reines Xylol in Kanadabalsam übergeführt. Es empfiehlt sich dabei doppelt rektifiziertes Xylol, sowie rektifizierten neutralen Kanadabalsam zu verwenden.

Aus der einschlägigen Literatur konnte ich ersehen, daß die gleichen Parasiten, oder doch ihnen sehr nahestehende Formen, bei *Pleuronectes flesus* auch schon von H. Woodcock (1904) und J. Johnstone (1905, 1907) beobachtet worden waren.[1])

Dem ersteren der genannten Autoren verdanken wir die Beschreibung und Abbildung der äußeren Gestalt, wie auch des inneren Baues der Cysten dieses Parasiten der Flundern. Allein Woodcock hatte fast ausschließlich ein und dieselben Stadien vor Augen, so daß es ihm nicht nur unmöglich war, den Entwicklungscyclus des von ihm untersuchten Organismus festzustellen, sondern daß er auch dessen genaue Stellung im System der Protozoen nicht genau zu bestimmen vermochte.

Woodcock (1904) hat diesem Parasiten aus den Anschwellungen von *P. flesus* den Namen *Lymphocystis johnstonei* gegeben und vermutet, derselbe stehe dem von G. Calkins (1900) beschriebenen *Lymphosporium truttae* nahe.

Nach der Beschreibung von Woodcock stellt *L. johnstonei* ein kugelförmiges oder wenigstens abgerundetes einzelliges Gebilde dar, welches aus einem Kern und dem denselben umgebenden Protoplasma besteht, in welch letzterem zwei Schichten unterschieden werden können: eine äußere, sich schwach färbende strukturlose Schicht und eine innere, körnige, welche eine intensive Färbung annimmt. Diese letztere Schicht erweist sich bei der Anwendung stärkerer Vergrößerungen als aus einer feinkörnigen Masse bestehend, in welcher zahlreiche einzelne netzartige Gebilde von äußerst ver-

[1]) Aus den Arbeiten von Lowe (1874, p. 39), McIntosh (1884, p. 66—67; 1885, p. 214—215) und Sandeman (1892, p. 391—392) geht hervor, daß diese Anschwellungen augenscheinlich auch noch früher bekannt waren; allein deren innerer Bau war bis zu dem Erscheinen der Arbeit von Woodcock nicht untersucht worden.

schiedenartiger Gestalt gleichsam eingesprengt liegen; diese Gebilde lassen sich mit Kernfarben färben.

Der Kern des Parasiten ist von unregelmäßiger Gestalt, von einer dünnen Hülle umkleidet und enthält in seinem Innern mehrere Caryosome von verschiedener Größe.

Zwischen der strukturlosen und der körnigen Schicht ist bisweilen eine Schicht kleinster Kügelchen angeordnet, welche in ihrem Innern ein oder mehrere Körnchen enthalten.

Indem ich an die Untersuchung von *Lymphocystis* herantrat, interessierte ich mich vor allem für die Struktur ihres Kernes, wie auch für diejenigen Prozesse, die sich in diesem letzteren abspielen, und deren Verlauf sich feststellen läßt, indem man die verschiedenen Bilder kombiniert, welche sich bei der Durchmusterung von Schnittserien durch die Cysten dieses Parasiten ergeben.

Ich habe die Auffassung, daß der Kern nicht nur der Träger von erblichen Eigenschaften ist, sondern auch gleichsam ein Laboratorium darstellt, in welchem vorzugsweise die assimilatorische Tätigkeit der Zelle vor sich geht; von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, erweckte nun das Studium von *Lymphocystis* mein besonderes Interesse, indem ich hoffen durfte, irgendwelche Aufklärung über die mich interessierenden Fragen in bezug auf die gegenseitige Abhängigkeit zwischen den einzelnen Bestandteilen des Kernes und dem Protoplasma zu erlangen.

Bei dem Studium einer bedeutenden Anzahl von Schnitten, welche ich teils durch einzelne Cysten des Parasiten von *Pleuronectes flesus*, teils durch ganze Gruppen von solchen angefertigt hatte, war ich vor allem bemüht, die allerjüngsten unter den mir zur Verfügung stehenden Formen ausfindig zu machen.

In meiner vorläufigen Mitteilung (1907) habe ich das jüngste der von mir bis zu jener Zeit gefundenen Stadien beschrieben und abgebildet (Fig. 1), welches einen Durchmesser von etwa 0,060 mm besaß. Gegenwärtig ist es mir gelungen, noch frühere Stadien aufzufinden, mit deren Beschreibung ich denn auch die Darlegung der von mir erzielten Resultate zu beginnen gedenke.

Die kleinen, einen Durchmesser von etwa 0,015—0,020 mm aufweisenden runden Gebilde, welche junge *Lymphocystis*-Stadien darstellen, bestehen aus schwach-körneligem, mit Kernfarben nicht färbbarem Protoplasma und einem ziemlich großen Kern von regelmäßigen Konturen (Fig. A). Innerhalb der Zellen, welche die Parasiten umgeben, habe ich niemals Gebilde finden können, welche in ihrer Gestalt und Struktur auch nur einigermaßen an junge *Lymphocystis*

erinnert hätten; es erscheint daher sehr wahrscheinlich, daß diese letzteren während ihrer gesamten Entwicklung ein ausschließlich intercelluläres Leben führen.

Äußerlich besitzen die jungen Exemplare von *Lymphocystis* (soweit ich auf Grund der Untersuchungen mit den mir zu Gebote stehenden optischen Hilfsmitteln — Zeiss Apochr. Hom. Imm. 2 mm, Ap. 1,30, Comp. Oc. 18 — urteilen kann) keinerlei Hülle, welche von dem Parasiten selbst ausgeschieden würde. Späterhin differenziert sich das Protoplasma des untersuchten Parasiten in das Ecto- und Entoplasma; ersteres ist strukturlos und stark lichtbrechend, während das letztere ein schwach körniges Aussehen hat und nur geringeres Lichtbrechungsvermögen an den Tag legt. Der Kern unterscheidet sich auf solchen Stadien nur sehr wenig von dem Protoplasma, doch ist die Grenze zwischen beiden immerhin noch recht gut zu sehen, und zwar infolge des Umstandes, daß in der sie trennenden äußerst feinen Membran eine gewisse Menge Chromatin abgelagert wird. Innerhalb des Kernes liegen mehrere Kernkörperchen oder Caryosome von runder Gestalt, welche meist vacuolisiert erscheinen; einige derselben liegen der Kernhülle dicht an und verschmelzen sogar gleichsam mit derselben.

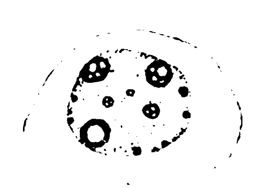


Fig. A. *Lymphocystis johnstonei.* Schnitt durch eines der frühesten bisher beobachteten Stadien. Eine gesonderte Hülle fehlt. Zeiss Hom. Immers. 1/12, Comp. Oc. 8. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Das nächstfolgende, von mir beobachtete Stadium ist, wie bereits oben bemerkt wurde, schon früher kurz von mir beschrieben worden (1907).

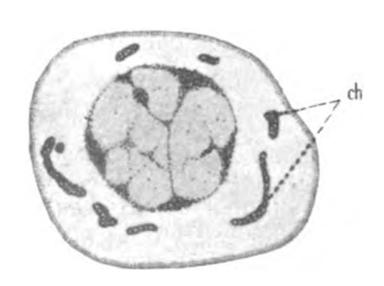


Fig. B. *Lymphocystis johnstonei.* Schnitt durch ein frühes Wachstumsstadium der Cyste mit der eben erst aus dem Ectoplasma entstehenden Hülle. In dem Protoplasma der Cyste einige schwach vacuolisierte Chromatin-(Chromidial-)Gebilde (*ch*). Zeiss Hom. Imm. 1/12, Comp. Oc. 8. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Auf diesem Stadium bemerken wir, wie die äußere Schicht von *Lymphocystis* sich allmählich zu einer Hülle differenziert (Fig. B). Zuerst tritt in derselben eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete Strichelung auf; diese Erscheinung ruft mir die Strichelung des Ecto-

plasmas in Erinnerung, wie sie u. a. von Thélohan für *Myxidium*, *Myxobolus* und *Sphaeromyxa* beschrieben wurde (1895, Taf. VIII Fig. 44, 64, 74). Eine derartige Strichelung, welche fast unmerklich in die Körnelung des Entoplasmas übergeht, läßt sich meiner Ansicht nach durch eine allmähliche Verdichtung der alveolären Schicht des Ectoplasmas erklären, welche späterhin zur Bildung einer echten Hülle führt. Diese letztere entsteht demnach an Stelle der äußeren Protoplasmaschicht von *Lymphocystis*, womit ich jedoch natürlich nicht gesagt haben will, daß sich das Protoplasma selbst einfach in eine Hülle verwandelt. Meiner Ansicht nach werden vielmehr im Ectoplasma während dieses Entstehungsprozesses der Hülle irgendwelche spezielle Substanzen abgelagert, durch welche dessen chemische Zusammensetzung und physikalischen Eigenschaften verändert werden, d. h. das Ectoplasma als solches verschwindet; allein diese Erscheinung beschränkt sich auf die äußere Schicht des Ectoplasmas, welch letzteres in Gestalt einer sehr dünnen Schicht während des gesamten Verlaufes der vegetativen Periode im Leben des Parasiten an der Innenseite der Hülle, sowie zwischen den einzelnen Fortsätzen dieser letzteren, erhalten bleibt.

Im Entoplasma von *Lymphocystis* finden wir auf dem in Rede stehenden Stadium einige besondere Einschlüsse, deren Anwesenheit zuvor nicht zu bemerken war. Diese Einschlüsse haben das Aussehen vacuolisierter, unregelmäßig gestalteter Körperchen, welche durch ihre ausgesprochene Fähigkeit Kernfarben aufzunehmen ausgezeichnet sind. Es ist mir nicht gelungen, die Entstehungsweise dieser Körperchen aufzuklären; nichtsdestoweniger glaube ich auf Grund des Charakters ihrer Färbung darauf schließen zu können, daß diese Körperchen nucleären Ursprunges sind und zu jener Gruppe von Zellelementen gehören, welche als Chromidialnetz bezeichnet werden. In ihrer Struktur erinnern diese Körperchen einigermaßen an ähnliche Gebilde bei *Arcella* und einigen anderen Amoebina, von denen sie sich nur dadurch unterscheiden, daß sie gleichsam kompakter sind, d. h. eine größere Quantität Chromatin (Nuclein) enthalten.

Auch der Kern erleidet auf diesem Stadium eine Veränderung seiner Struktur: wir finden nunmehr keine einzelnen intranucleären Körperchen oder Carysome mehr in demselben, sondern wir haben es mit einer wabig-körnigen Masse zu tun, in welcher wir mehrere Chromatinanhäufungen bemerken, welche durch einzelne, ebenfalls chromatinreiche fadenförmige Gebilde miteinander in Verbindung stehen.

Die einzelnen Caryosome, deren Zahl in dem Kern von jungen *Lymphocystis* beträchtlich variiert, lösen sich demnach allmählich auf und ihr Chromatin verteilt sich in Gestalt verschieden großer Partikelchen über die ganze Ausdehnung des Kernes. Gleichzeitig beginnen die erwähnten Chromatinkörperchen sich nach verschiedenen Punkten des äußeren Kernbandes hin zu sammeln, so daß man an letzterem häufig in verschiedenen Richtungen verlaufende, mit Chromatinpartikelchen imprägnierte fadenförmige Gebilde beobachten kann. Bisweilen sind an solchen Fäden gleichsam gewisse Verdickungen zu sehen, d. h. chromatinreichere Bezirke, was sich wahrscheinlich durch eine zeitweilige Anhäufung von Chromatinpartikelchen aus verschiedenen Punkten des Kernes erklären läßt.

Während dieser Periode des Lebens von *Lymphocystis* bemerken wir neben einem verstärkten Wachstum des Parasiten auch ein intensiveres Wachstum des Kernes, welches von den soeben beschriebenen Prozessen begleitet wird. Meiner Ansicht nach ruft die außerordentlich stark zunehmende Assimilationstätigkeit der Zelle den Zerfall der Caryosome hervor, deren trophisches oder assimilierendes, sekretorisches Chromatin sich in diesem Augenblick in einer Periode verstärkter Neubildung befindet.

Mit dem zunehmenden Wachstum von *Lymphocystis* tritt gleichzeitig auch deren Hülle immer deutlicher und deutlicher hervor, welche sich schärfer differenziert, an Dicke zunimmt und ein schwammiges Aussehen erhält. Mit starken Vergrößerungen kann man schon um diese Zeit dünne Fortsätze der Hülle von verschiedener Länge unterscheiden, welche in das Innere des Protoplasmas unseres Parasiten hereinragen.

Der Kern verliert bei zunehmendem Wachstum seine regelmäßige Gestalt, so daß die Grenze zwischen Kern und Protoplasma auf Schnitten das Aussehen einer unregelmäßigen, etwas festonnierten Linie annimmt; es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß diese Erscheinung mit dem Wachstum des Kernes in direktem Zusammenhang steht und durch energische osmotische Prozesse erklärt werden kann, welche um diese Zeit zwischen Kern und Protoplasma stattfinden.

In der Zeit, wo die Caryosome zu zerfallen beginnen und ihr Nuclein sich nach der Peripherie des Kernes begibt, geht in dem centralen Teile dieses letzteren ein verstärktes Wachstum des Plastins vor sich, welch letzteres allmählich ungefähr die Hälfte des gesamten Kernkörpers einnimmt.

In dem sich mit sauren Farbstoffen gut färbenden Plastin ist stets eine gewisse Anzahl von Vacuolen von verschiedener Größe

vorhanden, in welchen vermittels Färbereaktionen die Anwesenheit einer geringen Menge von Chromatin (Nuclein) nachgewiesen werden kann.

Durch das ununterbrochen andauernde Anwachsen des Plastins wird nach und nach die gesamte Konfiguration des Kernes verändert; bevor ich jedoch zur Beschreibung des nachfolgenden Stadiums in der Entwicklung der sich mit einer Hülle umgebenden, d. h. gleichsam sich encystierenden *Lymphocystis* übergehe, will ich kurz bei der Entstehung des Chromidialnetzes und den nachfolgenden Veränderungen desselben verweilen.

Der Ursprung des Chromidialnetzes bleibt einstweilen für mich ganz unaufgeklärt. Es sind natürlich zwei Fälle möglich: entweder besteht dieses Netz fortwährend ganz selbständig und unabhängig von dem Kern, oder aber dasselbe löst sich in einem gegebenen Moment im Leben des Parasiten vom Kern ab und beginnt dann erst eine selbständige Existenz zu führen. Da mir nur sehr wenige frühe *Lymphocystis*-Stadien zu Gebote standen, muß diese Frage einstweilen unbeantwortet bleiben. Allerdings habe ich bei den allerjüngsten *Lymphocystis* keinerlei extranucleäre Chromatingebilde gefunden, und man wird daher naturgemäß vermuten können, daß dieselben später entstehen; hieraus würde hervorgehen, daß diese Gebilde aus dem Kern des Protozoons hervorgehen. Allein es ist auch noch ein anderer Fall denkbar, und zwar daß ich diese Gebilde infolge der unbedeutenden Anzahl und äußerst geringen Größe des extranucleären Chromatinnetzes auf den allerjüngsten Stadien des vegetativen Lebens von *Lymphocystis* übersehen hätte. Ich persönlich neige jedoch mehr zu der ersteren dieser beiden Möglichkeiten.

Welches ist nun die chemische Zusammensetzung und das fernere Schicksal dieses Chromidialnetzes? Auf jüngeren Stadien sind diese eben einzelnen Bezirke des Chromidialnetzes so dicht mit Chromatin angefüllt, daß die Reaktionen beim Färben uns keine Hinweise auf die Anwesenheit irgendwelcher anderer Substanzen außer dem Nuclein in diesen Bezirken bieten. Allein eine grobe Untersuchungsmethode berechtigt uns in keiner Weise zu vermuten, daß das Chromidialnetz bei *Lymphocystis* in der Tat nur aus Nucleinen allein besteht. Wenigstens erweist sich dieses Netz auf älteren Stadien, wo es stärker angewachsen ist, als aus Nuclein und Pyrenin bestehend.

Welches ist nun das weitere Schicksal des in Rede stehenden Chromidialnetzes? Mit dem Wachstum des Parasiten beginnen gleichzeitig auch dessen extranucleäre Chromatingebilde zu wachsen; ihre

Substanz vermehrt sich quantitativ und gleichzeitig nehmen auch die in dem Netze befindlichen, mit einer durch keinerlei Farbstoffe färbbaren Substanz — wahrscheinlich wohl mit Kernsaft — angefüllten Vacuolen an Zahl und Umfang zu. Auf diese Weise nimmt das Chromidialnetz ein schwammiges Aussehen an; die immer weiter um sich greifende Vacuolisierung dieses Netzes führt zu noch stärkerer Zunahme seines Umfanges und gleichzeitig werden die Wände seiner Waben immer dünner und dünner. Die weitere Vacuolisierung hat endlich ein Zerreißen der einzelnen Wabenwände zur Folge; infolgedessen zerfallen die einzelnen Bezirke des Chromidialnetzes allmählich in eine beträchtlich größere Anzahl kleinerer Bezirke, welche ihrerseits wiederum in eine Unmenge kleinerer Chromatinelemente zerfallen.

Schon während des Wachstums und der Vacuolisierung des Chromidialnetzes kann man sich davon überzeugen, daß dasselbe aus zwei Substanzen besteht, und zwar aus Plastin und Chromatin. Während ich jedoch bei einigen Amoebina (so u. a. bei *Arcella*) in derartigen Chromidialbildungen mit völliger Bestimmtheit eine aus Plastin bestehende Grundsubstanz mit darin enthaltenen Chromatintröpfchen nachweisen konnte, ist das gegenseitige Verhalten beider Substanzen bei *Lymphocystis* ein etwas abweichendes.

Hier läßt sich zwischen Plastin und Chromatin niemals eine scharf ausgesprochene Grenze feststellen; die Färbung beider verändert sich so allmählich, daß es unmöglich erscheint, irgendwelche Grenze zwischen diesen beiden Substanzen zu bemerken: die eine geht gewissermaßen unmerklich in die andere über (Fig. C).

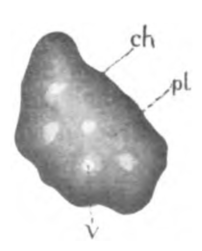


Fig. C. *Lymphocystis johnstonei.* Vacuolisiertes Chromatin-(Chromidial-)Körperchen aus Cysten mit in deren Protoplasma wucherndem Kern. Zwischen dem Plastin (*pl*) und dem Chromatin (*ch*) ist keine scharfe Grenze zu bemerken. (*v* = Vacuolen im Plastin.) Zeiss Hom. Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 18. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Das weitere Schicksal aller dieser Elemente bleibt unaufgeklärt, indem dieselben sich mit den übrigen Chromatinbildungen, welche ich weiter unten beschreiben werde, gleichsam vermischen.

Wie ich bereits weiter oben bemerkt habe, findet im Kern eine ständige Zunahme der Menge von Plastin statt, welches den centralen Teil desselben einnimmt und von einigen chromatinhaltigen Fäden durchzogen wird. Der Zwischenraum zwischen dem Plastin und der

äußeren Oberfläche des Kernes wird von einem äußerst feinen Netz von Lininwaben eingenommen, welche mit Kernsaft und Chromatinanhäufungen angefüllt sind, welch letztere in ihrer Grundsubstanz ebenfalls Plastin enthalten.

Mit dem zunehmenden Wachstum des Körpers von *Lymphocystis* und ihres Kernes kann man auf den darauffolgenden Stadien die außerordentlich interessante Erscheinung einer Wucherung des Kernes innerhalb des Protoplasmas der in Rede stehenden Cysten beobachten. Anfangs vermutete ich, auf Grund der vorläufigen Mitteilung von Moroff (1906), daß wir es im gegebenen Falle mit einer der Wucherung des Kernes bei den *Aggregata* einigermaßen ähnlichen Erscheinung zu tun haben, allein die soeben erschienene umfangreiche und äußerst interessante Arbeit desselben Autors (1908) hat mich zu der Überzeugung veranlaßt, daß wir es bei *Lymphocystis* mit einem ganz besonderen, äußerst eigenartigen Prozeß zu tun haben, wie er bis jetzt augenscheinlich noch nie bei anderen Protozoen zur Beobachtung gelangt ist.

Das in Wucherung begriffene Plastin geht an mehreren Stellen in Gestalt dendritisch verästelter Fortsätze aus dem centralen Kernbezirk von *Lymphocystis* in das Protoplasma über, so daß der Kern gleichsam in die protoplasmatische Masse der Cyste hineinwächst, sich verästelt, hier immer weiter wuchert und schließlich mit seinen feinen Ästchen den ganzen Körper des Parasiten durchsetzt (Fig. D u. E).

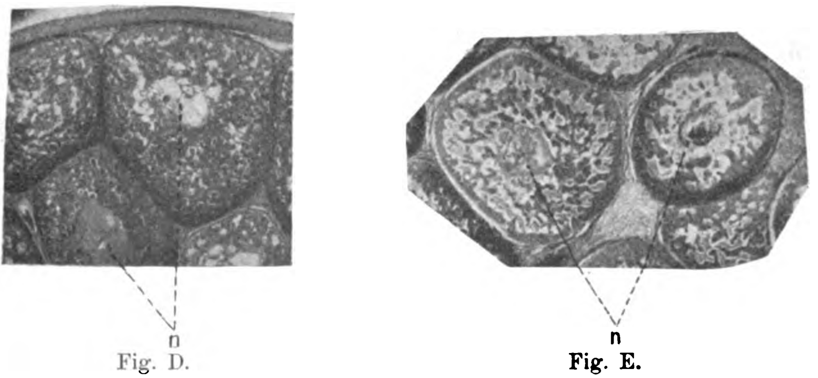


Fig. D u. E. *Lymphocystis johnstonei.*
Schnitte durch eine Gruppe von Cysten im Stadium des Hereinwachsens des Kernes in das Innere des Protoplasmas. Das Centrum der Cysten ist von dem Kern (*n*) eingenommen; die dunkleren Bezirke der Cysten repräsentieren Protoplasma mit darin befindlichen Chromatin-(Chromidial-)Einschlüssen; die helleren Bezirke bestehen aus Plastin. (Diese Figuren wurden mit Apochr.-Obj. 16 mm, Comp. Oc. 4, Mikr. von Zeiss photographiert.)

Gleichzeitig mit dem Plastin wachsen auf diese Weise auch Bezirke von Chromatin in das Protoplasma herein. Sodann beginnt das Chromatin, welches auch in Gestalt einzelner kleiner, meist kugelförmiger Gebilde aus dem Kern in das Protoplasma übertritt, sich allmählich von den in dem Protoplasma wuchernden Verästelungen des Plastins abzulösen. Das Plastin beginnt in Gestalt eines wenig dichten weitmaschigen Netzes in dem Protoplasma, welches den Kern umgibt, zu wuchern, und zwar in der Richtung nach der Peripherie des Parasiten; das Plastin selbst nimmt auf Schnitten die Gestalt von ziemlich umfangreichen, unregelmäßigen, überall zerstreuten, schwach vacuolisierten Bezirken an (Fig. D u. E). Diese letzteren nehmen anfangs die basischen Kernfarben gern auf, hören jedoch später allmählich ganz auf, sich mit diesen zu färben, was uns natürlich auf eine allmähliche Abnahme der Quantität des in ihnen befindlichen Chromatins schließen läßt. Es ist mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen, in diesen Plastin enthaltenden Körperchen, abgesehen von einer gewissen Vacuolisierung, irgendwelche Struktur festzustellen. Selbst auf den allerdünnsten Schnitten und

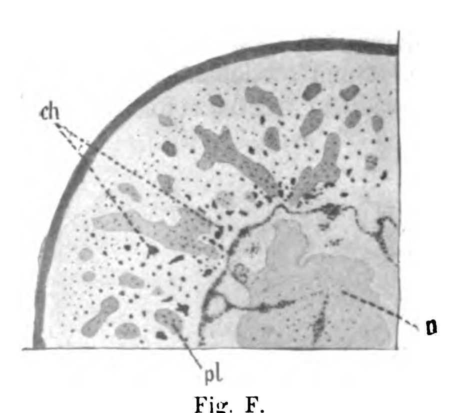


Fig. F.
Lymphocystis johnstonei.
Teil des Schnittes durch eine Cyste. Hereinwachsen des Kernes (*n*) in das Protoplasma. Verästelungen des Plastins (*pl*), welche aus dem Kern entspringen, und Chromatin-(Chromidial-)Gebilde (*ch*), welche sich von ihnen und direkt vom Kern ablösen. Zeiss Obj. A, Comp. Oc. 4. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

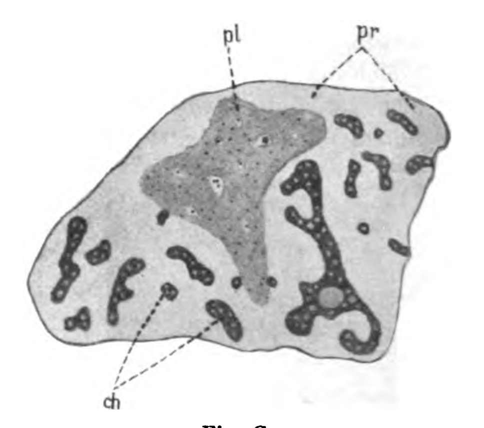


Fig. G.
Lymphocystis johnstonei.
Teil eines Schnittes durch das Protoplasma (*pr*) einer Cyste auf dem Zeitpunkt des Heranwachsens des Kernes in das Protoplasma. *pl* = Plastin (mit einer geringen Menge von Chromatin); *ch* = schwach vacuolisierte Chromatin-(Chromidial-)Gebilde. Zeiss Hom. Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 4. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

bei am besten gelungener Färbung erwiesen sich diese Körperchen als vollständig strukturlos [1]) (Fig. F u. G).

Das Chromatin löst sich in Gestalt einzelner schwach vacuolisierter Tropfen von dem Plastin ab, wobei in diesen Tropfen jedoch stets noch ein kleiner Teil Plastin enthalten bleibt. In den verästelten Fortsätzen des Plastinnetzes bleibt innerhalb deren Vacuolen, ebenso wie in dem Plastin des Kernes, trotzdem sie chromatinarm geworden sind, immerhin noch eine gewisse Quantität Nuclein zurück (Fig. G).

Die Trennung des Chromatins von dem Plastin ist demnach niemals eine vollständige; eine jede dieser beiden Substanzen enthält stets Teile der anderen. Ein soches Verhalten ist übrigens auch ganz natürlich, wenn man im Auge behält, daß das Plastin nur eine Differenzierung des Chromatins darstellt (Fig. H). Diese



Fig. H.
Lymphocystis johnstonei.
Stark vacuolisiertes, in der Wucherung begriffenes Plastingebilde in welchem an verschiedenen Stellen einzelne Chromatinanhäufungen (*ch*) zu sehen sind. *v* = Vacuolen. Zeiss Hom. Imm. 1/12, Comp. Oc. 12. Abbe'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Auffassung von der Übereinstimmung ihrer chemischen Zusammensetzung findet ihre Bestätigung einerseits durch alle meine Beobachtungen an *Lymphocystis*, andererseits aber durch die Beobachtungen an *Aggregata* und den von Moroff (1908) hieraus gefolgerten Schlüssen.

Auf diese Weise wird das Chromatin seinerseits in dem Protoplasma verteilt, während gleichzeitig die Plastinbezirke in dasselbe hereinwachsen. Diese letzteren werden nicht in Gestalt einzelner Tröpfchen oder Teilchen von dem Kern abgeschnürt, sondern wachsen im wörtlichen Sinne in Gestalt einzelner unregelmäßig verästelter Fortsätze aus dem Kern in das Protoplasma herein und zerfallen erst dann in einzelne Bezirke. Das Chromatin dagegen wächst, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde, gewöhnlich nicht ge-

[1]) Die von mir hier gefundenen Plastinkörperchen erinnern mich außerordentlich an die sogenannten Plasmakugeln, welche in den Cysten von *Amoeba proteus* durch Scheel (1899) und in denjenigen von *Difflugia urceolata* durch M. Zuelzer (1904) beschrieben wurden; ich erblicke daher auch in diesen kugelförmigen Gebilden nichts anderes als eigenartige Plastineinschlüsse.

sondert in das Protoplasma herein, sondern tritt zusammen mit dem Plastin in dasselbe ein und wird erst später aus diesem letzteren in Gestalt einzelner Tröpfchen ausgeschieden; diese Tröpfchen besitzen in der Nähe des Kernes größere, nach der Peripherie des Parasiten hin dagegen kleinere Dimensionen (Fig. J).

Es folgt hieraus, daß die Fäden oder Verästelungen des Plastins ganz mechanisch, infolge ihres Wachstums, das Chromatin, welches sich einer derartigen Beförderung passiv unterwirft, über das Protoplasma von *Lymphocystis* verbreiten; auch in diesem Falle, wie in

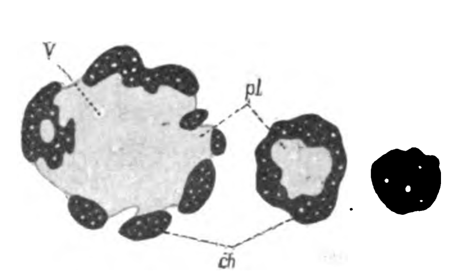


Fig. J.
Lymphocystis johnstonei
In dem Protoplasma der Cysten enthaltene Einschlüsse aus Chromatin (*ch*) und Plastin (*pl*), deren Kern im Innern ihres Protoplasmas wuchert. *v* = Vacuolen. Zeiss Hom. Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 12. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

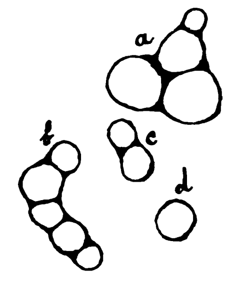


Fig. K.
Lymphocystis johnstonei.
Stark vacuolisierte Chromatin-(Chromidial-)Gebilde, vor deren endgültigen Verschmelzung mit dem Protoplasma der Cysten. (In einzelne Vacuolen oder Waben zerfallende Chromidialgebilde.) Zeiss Hom. Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 18. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

so vielen anderen, kommt demnach die kinetische Rolle ausschließlich dem Plastin zu. Die Tropfen des in das Protoplasma ausgeschiedenen Chromatins beginnen sodann, gleich dem früher beschriebenen Chromidialnetz, an welches sie auch durch ihre Struktur und chemische Zusammensetzung erinnern, sich mit Wasser aus dem Protoplasma zu imbibieren und ein stark vacuolisiertes Aussehen anzunehmen; die Wände dieser Vacuolen werden infolge der Anhäufung von Flüssigkeit in denselben allmählich immer dünner, und gleichzeitig nehmen die Tropfen selbst eine andere Gestalt an, und zwar infolge Zerreißens der Wandungen einiger Vacuolen: die Chromatintropfen ziehen sich in die Länge, krümmen sich und zerfallen in einzelne Vacuolen; die Wände dieser letzteren werden von neuem vacuolisiert, so daß die Chromatingebilde an Größe immer mehr und mehr abnehmen, dafür aber gleichmäßiger über das sie umgebende Protoplasma verteilt werden (Fig. K). Auf diesem Stadium

hängt das Wachstum der Chromatintröpfchen von der Wasseraufnahme ab und läßt sich durch rein physikalische Ursachen erklären. Auf Schnitten durch solche *Lymphocystis*-Exemplare kann man, namentlich wenn man dieselben vom Centrum nach der Peripherie fortschreitend betrachtet, alle einzelnen Etappen des beschriebenen Prozesses verfolgen.

Um diese Zeit geht denn auch die Vermischung der schon früher aus dem Chromidialnetz hervorgegangenen Chromatinelemente und der mit den Verästelungen des Plastins in das Protoplasma von *Lymphocystis* neu eingedrungenen Chromatinelemente vor sich.

Infolge aller dieser Vorgänge büßt der Kern allmählich sein ganzes Chromatin ein; auch die Verbindung der Plastinverästelungen mit ihrem Entstehungsorte, d. h. dem Kern, wird schließlich unterbrochen; um diese Zeit finden wir in dem Kern, außer Linin und Resten von Plastin, eine beträchtliche Menge von Kernsaft, in dem ein Teil des zerfallenen, degenerierenden Chromatins enthalten ist, welches dem Kern ein körniges Aussehen verleiht und die wabige Struktur der achromatischen Substanz verdeckt.

Eine Kernhülle, als im Sinne eines völlig selbständigen Gebildes, ist bei *Lymphocystis* nicht vorhanden; wir sehen nur eine Grenze zwischen der Kernsubstanz und dem Protoplasma. Einerseits von dieser Grenze (im Kern) erfolgt meiner Meinung nach die Verwandlung der aus dem Protoplasma aufgenommenen und von diesem zum Teil schon verarbeiteten Substanzen in jene, sozusagen Grundsubstanz, aus welcher fernerhin, und zwar wiederum schon jenseits der erwähnten Grenze (im Protoplasma), auch das Protoplasma selbst entsteht, sowie die verschiedenen Fermente, die Reservenährstoffe, endlich gewisse Produkte der Lebenstätigkeit der Zelle (Schleim, Pigmente, Hüllensubstanz usw.).

Gleichzeitig mit den oben beschriebenen Prozessen des Wachstums und der Differenziation der Kernbestandteile wächst auch der Parasit selbst und seine Hülle wird dicker und immer mehr und mehr vacuolisiert (Fig. L).

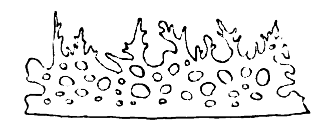


Fig. L. *Lymphocystis johnstonei.* Kleiner Bezirk einer vacuolisierten Cystenhülle im Durchschnitt. Zeiss Hom. Imm. 1/12, Comp. Oc. 4. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Auf späteren Entwicklungsstadien von *Lymphocystis* reißen die einzelnen Verästelungen oder Fortsätze nicht nur von dem Kerne ab, sondern sie zerfallen auch selbst, infolge ihrer allmählichen

Zerstörung, in einzelne Stücke, welche dank der zunehmenden Degeneration immer kleiner und kleiner werden. Höchstwahrscheinlich wird die Substanz des Plastins nicht endgültig zerstört, sondern nur gewissermaßen zerfressen, indem Risse und Höhlungen in ihr entstehen, in welche Protoplasma eindringt, so daß die Plastinkörper in kleinste Gebilde zerfallen, welche jetzt nicht mehr in der sie umgebenden protoplasmatischen Substanz zu erkennen sind. Dieser Zerstörungsprozeß geht im Plastin nur sehr langsam und in der Richtung von dem Kern nach der Peripherie des Parasiten vor sich.

Gleichzeitig schreitet auch der Prozeß der Vacuolisierung der Chromatineinschlüsse und deren Zerfall in ihre Elemente weiter fort. Anfangs können wir neben großen Mengen von Chromatin an verschiedenen Stellen des Protoplasmas von *Lymphocystis* sehr kleine Tröpfchen dieser Substanz bemerken, welche sich nach erfolgtem Zerplatzen einzelner ihrer Vacuolen bilden (Fig. M). Die sodann

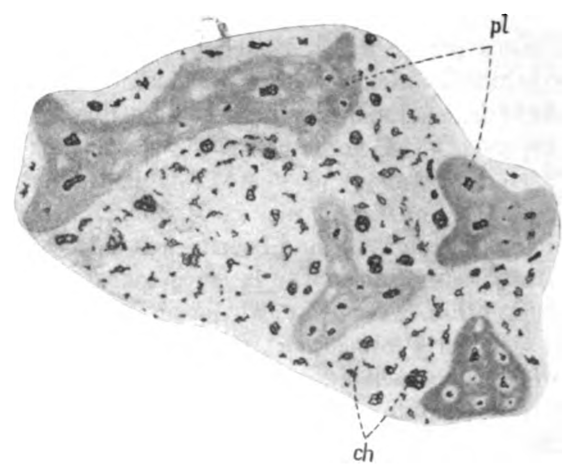


Fig. M. *Lymphocystis johnstonei.*
Teil eines Schnittes durch eine Cyste mit Bezirken von Plastin (*pl*) und Chromatin-(Chromidial-)Einschlüssen (*ch*), welche in einzelne, im Protoplasma liegende Bezirke zerfallen sind. Zeiss Hom. Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 8. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

immer mehr zunehmende Fähigkeit des Protoplasmas, sich mit Kernfarben zu färben, weist auf eine fernere progressive Zerkleinerung der Chromatineinschlüsse hin: bei schwachen Vergrößerungen ist es schon nicht mehr möglich, die geschilderten Chromatineinschlüsse inmitten des Protoplasmas zu erkennen, und dieses letztere nimmt nun anscheinend ganz gleichmäßig Kernfärbungen an. Genau die gleiche Erscheinung kann man sogar auch bei starken Vergröße-

rungen beobachten, wenn man Schnitte durch *Lymphocystis* von mittlerer Dicke betrachtet; erst auf ganz dünnen Schnitten von 0.001—0,003 mm kann man in dem Protoplasma des Parasiten einzelne kleinste Chromatintröpfchen sowie kleine, verzweigte und bisweilen vacuolisierte Chromatingebilde mit Plastingerüst erkennen.

Wir wollen uns nunmehr der Frage über die Natur der Chromatingebilde zuwenden, welche in ihrer Grundsubstanz stets eine gewisse Menge von Plastin enthalten. Es ist mir gelungen, den direkten experimentellen Nachweis dafür zu liefern, daß diese Gebilde Körperchen von halbflüssiger, zäher, klebriger Konsistenz darstellen, welche die Fähigkeit besitzen, sich zu sehr langen dünnen, schwer zerreißbaren Fäden auszuziehen. Bei dem Zerdrücken lebender *Lymphocystis* mit Hilfe eines Spatels konnte nämlich, wie bereits oben bemerkt, bisweilen in deren Protoplasma das Vorhandensein irgendwelcher fadenartiger Gebilde konstatiert werden. In gewissen Fällen jedoch (und zwar natürlich dann, wenn aus den Plastinfortsätzen viel Chromatin in das Protoplasma des Parasiten abgeschieden wurde, welches noch nicht in kleinste Teilchen zerfallen ist) konnte ich auf Grund späterer nochmaliger Beobachtungen feststellen, daß bei der Verteilung des Cysteninhaltes von *Lymphocystis* in dünner Schicht über den Objektträger, in dieser Schicht unter dem Mikroskop gut sichtbare und mit Kernfarben prächtig färbbare, zähe, klebrige, elastische Fäden auftreten, welche eben aus den vacuolisierten Chromatingebilden hervorgehen; bei dem Studium solcher Präparate bot es nicht die geringsten Schwierigkeiten, einen direkten gegenseitigen Zusammenhang zwischen den bei dem Zerdrücken von *Lymphocystis* auftretenden Fäden und den Chromatingebilden der Parasiten aufzufinden.

Nach allem zu urteilen, was mir über die Cysten von *Henneguya psorospermica* und *Myxobolus exiguus* nach deren Beschreibung durch Thélohan (1895, p. 236—239, Fig. 4 u. 5) bekannt geworden ist, haben wir es im Protoplasma dieser Cysten mit Gebilden zu tun, welche den Plastin- und Chromatinkörperchen in den Cysten von *Lymphocystis* analog sind. Allerdings werden diese Gebilde bei den erstgenannten Formen dort durchaus nicht als Fortsätze des Kernes beschrieben, sondern als selbständige, unregelmäßig gestaltete, stark färbbare Körperchen von unbekannter Herkunft; allein man wird nicht vergessen dürfen, daß es für den Nachweis ihrer Kernstruktur notwendig ist, den gesamten Prozeß ihrer Entstehung Schritt für Schritt zu verfolgen; außerdem wird man auch noch den Umstand im Auge behalten müssen, daß die Ansichten über den Kern und

seine Bestandteile vor 10—15 Jahren ganz andere waren als gegenwärtig. Solange es mir nicht gelingen wird, das Wachstum der Cysten der obengenannten Myxosporidien selbst verfolgen zu können, solange werde ich mich auch nicht mit Bestimmtheit über die Frage von der Natur der erwähnten Einschlüsse aussprechen können; ich kann dies namentlich aus dem Grunde nicht tun, weil Stempell erst kürzlich (1904) ähnliche unregelmäßig gestaltete Körperchen in den Cysten von *Nosema anomalum* Monz. beschrieben hat, welche er für Fortsätze der Hülle, oder richtiger für Gebilde gehalten hat, die aus der gleichen Substanz (Cystensubstanz) bestehen, wie die Cystenhülle von *N. anomalum.*

Auch Stempell war offenbar die Ähnlichkeit zwischen den Zerfallsprodukten der sogenannten vegetativen Kerne und der Cystensubstanz aufgefallen, allein dieser Autor hat die Frage von der Gemeinsamkeit ihres Ursprunges und ihrer chemischen Zusammensetzung einstweilen offen und unbeantwortet gelassen.

Bei dem Studium späterer Stadien im Wachstum von *Lymphocystis* können wir bei denselben folgende Veränderungen konstatieren:

Die gesamte Masse der Cyste wird feinkörnelig und man kann nunmehr keinerlei bestimmte Struktur mehr in derselben erkennen; es bleibt mir einstweilen gänzlich unaufgeklärt, ob diese Erscheinung durch die Anwesenheit großer Mengen von verschiedenen Substanzen zu erklären ist, welche im Zellsaft gelöst sind (hauptsächlich natürlich von Zerfallsprodukten, die bei der Fixierung aus der Lösung ausfallen und die Struktur des Protoplasmas in der Tat verdunkeln), oder aber ob diese Erscheinung der Körnelung durch irgendwelche andere Ursachen hervorgerufen wird.

Der gesamte Inhalt der Cyste, mit Ausnahme eines kleinen zentralen Bezirkes, welcher die ihres Chromatins gänzlich beraubten Reste des Kernes enthält, färbt sich nur schwach mit Kernfarben. Selbst die dünnsten Schnitte gestatten es nicht, auf diesen Stadien in dem Protoplasma jene einzelnen Bezirke zu unterscheiden, welche noch fähig sind, Farbstoffe aufzunehmen. Sowohl das Chromatin, als auch das Plastin sind demnach entweder mit der Substanz des Protoplasmas innig verschmolzen, oder aber sie erleiden vielleicht eine so weitgehende Zerkleinerung, daß sie die Gestalt von Staub annehmen und ihre Tropfen in der körneligen Masse des Protoplasmas verschwinden. In diesem Stadium ist *Lymphocystis* nur äußerst selten anzutreffen; für gewöhnlich gelingt es, bei dem Studium dünner Schnitte mit starken Vergrößerungen immerhin noch einzelne Chromatinelemente zu unterscheiden.

Bei dieser Verstäubung wird ein Teil des Chromatins naturgemäß zerstört, wobei die für das Leben des Parasiten notwendige Quantität von Energie ausgelöst wird; ein anderer Teil dagegen erleidet morphologische und vielleicht auch chemische Veränderungen und läßt, wie wir weiter unten sehen werden, eine Menge neuer Kerne aus sich hervorgehen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß das sogenannte trophische, vegetative Chromatin der Zerstörung anheimfällt, während das reproduktive (propagative) Chromatin, welches die erblichen Eigenschaften sowie einen Vorrat von Energie für neue vegetative Stadien enthält, bestehen bleibt und an den ferneren Prozessen teilnimmt.

Die hier beobachtete Erscheinung einer vollständigen Verschmelzung des Chromatins, Plastins und Protoplasmas mit darauffolgendem Auftreten von neuen Kernelementen aus dieser gemeinsamen homogenen Masse kann unter anderem als eine ausgezeichnete Illustrierung zu der von SCHAUDINN ausgesprochenen Auffassung von der Übereinstimmung von Kernsubstanz und Protoplasma (1903, p. 442—443) dienen. Der stereotype Ausspruch: *„omnis nucleus e nucleo“* kam zu einer Zeit auf, als unsere Begriffe von dem Kern und dem Protoplasma hauptsächlich auf der Kenntnis der Metazoenzellen beruhten, welche einen hohen Grad von Spezialisierung erreicht haben, dieser Ausspruch büßt jetzt seinen exklusiven Sinn immer mehr und mehr ein. Für mich kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Zeit nicht mehr fern ist, wo wir durch die von der Wissenschaft angesammelten Tatsachen gezwungen sein werden, nicht nur in bezug auf die Protozoa, sondern auch in bezug auf die Metazoa den obenerwähnten historischen Ausspruch fallen zu lassen.

Hierbei muß noch folgendes bemerkt werden: der Prozeß der Zerstäubung, oder richtiger gesagt, der Auflösung des Chromatins in dem Protoplasma von *Lymphocystis*, geht nicht in allen Teilen des Parasiten in dem gleichen Tempo vor sich; vom Centrum beginnend, geht dieser Prozeß nicht gleichmäßig zu den peripheren Teilen der Cyste über. Es gibt Fälle, wo man auf der einen Seite dieser letzteren bereits keinerlei geformte Chromatinelemente mehr erkennen kann, während auf der anderen, gegenüberliegenden Seite derartige Gebilde noch zu bemerken sind. Allein diese Ungleichmäßigkeit ist nicht von Belang und kann bei dem Versuche, irgendein allgemeines Schema des Wachstums und der Entwicklung der Cysten des Parasiten aufzustellen, durchaus nicht als Hindernis gelten.

Auf dem nächstfolgenden Stadium treten in der homogenen,

sich schwach färbenden Cystenmasse von *Lymphocystis* einzelne, stellenweise unregelmäßig verdickte Fäden auf, welche keine Färbung annehmen und einigermaßen an jene Plastin-Chromatinfäden erinnern, welche wir in den Kernen junger Exemplare von *Lymphocystis* kennen gelernt haben (Fig. N).



Fig. N. *Lymphocystis johnstonei.*
Nicht färbbares, protoplasmatisches (?) Gebilde mit Chromatinnetz im Innern, aus dem späterhin ein Einschluß hervorgeht, welcher durchaus an einen Kern erinnert. Das dieses Gebilde umgebende körnige, vacuolisierte, Kernfarben ziemlich gut annehmende Protoplasma der Cyste ist hier weggelassen
Zeiss Hom. Imm. 1/12, Comp. Oc. 18. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

In diesen Fäden treten kleine Chromatinanhäufungen auf, welche bald das Aussehen und die Gestalt kleiner Kerne annehmen; diese Kerne bestehen aus einer farblosen Masse und einigen Chromatinfäden, welche ein grobwabiges Netz bilden. Ein Caryosom habe ich in diesen Kernen ebensowenig wie eine Hülle finden können; diese Bildungen sind wahrscheinlich auch gar nicht vorhanden. Welche Rolle die erwähnten Fäden im Leben der Cyste spielen, ist sehr schwer festzustellen, indem mir deren ferneres Schicksal gänzlich unbekannt geblieben ist; man wird wohl annehmen können, daß sie bei dem Zerfall des Cysteninhaltes in die einzelnen Sporoblasten der Zerstörung anheimfallen. Ich vermute, daß wir in den beschriebenen Fäden am ehesten noch protoplasmatische Substanz von *Lymphocystis* mit sekundären vegetativen Kernen zu erblicken haben. Ob wir es hier mit Gebilden zu tun haben, welche in irgendwelcher Beziehung an die von Stempell (1904) beschriebenen vegetativen Kerne der Cysten von *Nosema anomalum* erinnern, läßt sich einstweilen noch nicht sagen.

Gleichzeitig mit der Bildung der erwähnten sekundären vegetativen Kerne treten im Cysteninhalt von *Lymphocystis* kleine Vacuolen auf, in deren Nähe sich einzelne Bezirke homogenen Protoplasmas zu differenzieren beginnen, wobei gleichzeitig hier und da Chromatingebilde in Gestalt kleinster, mit den stärksten Vergrößerungen kaum unterscheidbarer, einzelner Tröpfchen auftreten (Fig. O).

Auch dieser Prozeß tritt nicht in allen Teilen der Cyste gleichzeitig ein: die Chromatinteilchen treten bald irgendwo in der Nähe der Reste des früheren Kernes des Parasiten auf, bald dagegen in der Nähe seiner Hülle; erst indem dieser Prozeß der Differenzierung allmählich immer mehr und mehr um sich greift, umfaßt er schließlich den ganzen Inhalt der Zelle. Sodann treten immer mehr und mehr protoplasmatische Bezirke von homogener Struktur auf, welche keine Färbung annehmen; die Vacuolisierung greift um sich und in dem Cysteninhalt entstehen Hohlräume, welche mit Zellsaft gefüllt sind und die protoplasmatische Masse der Cyste in einzelne Inselchen von verschiedener Größe abgrenzen.

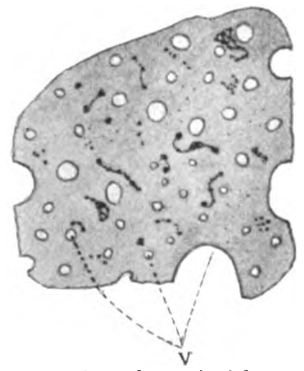


Fig. O. *Lymphocystis johnstonei.* Teil eines Schnittes durch eine Cyste mit vacuolisiertem Protoplasma und sekundären Chromatin-(Chromidial-)Gebilden. *v* = Vacuolen. Zeiss Apochr. Hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 18. Abbé-scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Zu dieser Zeit hat die Cystenhülle ihre größte Dicke erreicht und damit auch ihre stärkste Vacuolisierung. Durch diese letztere Erscheinung wird das Hindurchdringen der Zerfallsprodukte aus der Cyste nach außen, in die sie umgebenden Gewebe begünstigt, wodurch wiederum eine beträchtliche Menge wandernder Zellen aus den die Cyste in ziemlich dicker Schicht umhüllenden Gewebe des Wirbeltieres nach der äußeren Oberfläche der Hülle von *Lymphocystis* herangezogen wird.

Die stetig zunehmende Vacuolisierung der Cystenhülle, welche von einem verstärkten Austausch von Flüssigkeiten aus den Geweben des Wirbeltieres und dem Cysteninhalte begleitet wird, führt im darauffolgenden Entwicklungsstadium von *Lymphocystis* zum Durchbruch dieser Hülle, wobei der Inhalt der Cyste, in Abhängigkeit von dem Orte, wo sich letztere befindet, entweder nach außen in das Meereswasser fließt, oder aber in den Gewebshöhlen von *Pleuronectes flesus* verbleibt.

Zu diesem Zeitpunkte beginnt das Chromatin in dem Protoplasma von *Lymphocystis* zuerst in Gestalt kleinster Tröpfchen aufzutreten; späterhin entstehen aus diesen Tröpfchen feinste Chromatinfäden mit unbedeutenden Verdickungen, und schließlich bilden sich an einzelnen Stellen Bezirke eines feinsten Chromatinnetzwerkes (Fig. O).

Die aktive Rolle in diesem Prozesse fällt unzweifelhaft dem Plastin zu, welches die Nucleinsubstanzen mit sich fortzieht. In der Umgebung solcher Chromatinnetze geht das Protoplasma allmählich aus dem homogenen in einen alveolären Zustand über, worauf dann der Zerfall der oben beschriebenen protoplasmatischen Inselchen beginnt. in welchen die Neubildung des Chromatins zu einzelnen runden und polyedrischen Körperchen beginnt, die zwar schon mit einem Chromatinnetz versehen sind, allein noch keine in morphologischer Hinsicht differenzierten Kerne besitzen (Fig. P).

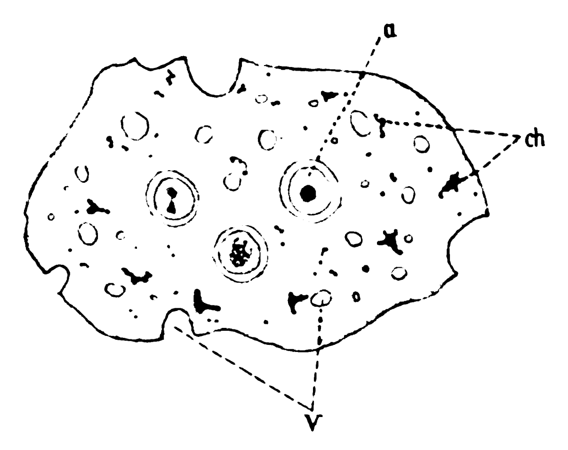


Fig. P. *Lymphocystis johnstonei.*
Teil eines Schnittes durch eine Cyste mit drei sekundären Amöboiden (*a*). *v* = Vacuolen im Protoplasma; *ch* = sekundäre, neu entstehende Chromatin-(Chromidial-)Gebilde. Zeiss Hom. Imm. $^{1}/_{12}$, Comp. Oc. 12. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

Derartige Bilder erinnern außerordentlich an die Verhältnisse, wie sie von Stempell in gewissen Fällen an den großen Cysten von *Nosema anomalum* aus der Darmwand von *Gasterosteus aculeatus* beobachtet worden sind (1904, p. 21 ff., Taf. 3, Fig. 35—48). Diesem Autor war es bisweilen gelungen, Cysten von *N. anomalum* ausfindig zu machen, deren protoplasmatischer Inhalt in einzelne, selbständige, verschieden (jedoch nicht über 0,015 mm) große, unregelmäßig gestaltete Körperchen zerfallen war, welche Stempell als „sekundäre Protoplasmakörper" bezeichnet. In diesen letzteren finden wir auch bei *Nosema anomalum* meist keine echten Kerne, sondern nur kleinste. mit Hämatoxylin stark färbbare Einschlüsse, aus welchen dann später die echten Kerne hervorgehen.

In den Cysten von *Lymphocystis* sind diese sekundären Amöboide,

wie ich jene Bildungen nenne, meist von gleicher Größe, und ihre Dimensionen übersteigen nur selten 0,012—0,015 mm. Sie bestehen aus alveolärem Protoplasma, in welchem keinerlei einzelne Schichten, d. h. kein Ecto- und Entoplasma, zu unterscheiden ist, genau ebenso, wie dies auch bei den sekundären Protoplasmakörperchen von *Nosema anomalum* der Fall ist (Fig. Q).

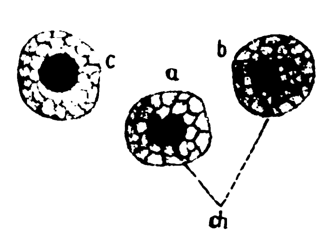


Fig. Q. *Lymphocystis johnstonei.* Sekundäre Amöboide. *ch* = Chromatin-(Chromidial-)Gebilde, aus denen die Kerne der Amöboide gebildet werden. Zeiss Appchr. Hom. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 18. Abbé'scher Zeichenapparat (auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives).

In ein und derselben Spore von *Lymphocystis* kann man meist alle Stadien der Bildung des Kernes der sekundären Amöboide aus Chromidialelementen auffinden. Das Chromidialnetz beginnt stellenweise anzuschwellen, sein Vacuolen zerplatzen, alle einzelnen Fäden verschmelzen miteinander und es ergibt sich schließlich ein stark färbbarer, kugelförmiger Kern, in dem anfangs keinerlei Struktur zu erkennen ist und ebensowenig ein getrenntes Vorhandensein von Chromatin und Plastin nachgewiesen werden kann. Offenbar sind diese beiden Substanzen in derartigen Kernen entweder sehr innig miteinander verbunden, oder aber sie repräsentieren eine chemisch gleichgeartete Masse, aus welcher, je nach den Umständen, sowohl Chromatin als auch Plastin hervorgehen kann. Es ist übrigens zu bemerken, daß in den Kernen der sekundären Amöboide bisweilen ein oder mehrere Bezirke zu unterscheiden sind, welche stärker als alle übrigen Teile des Kernes von Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt werden; dieser Umstand läßt sich wahrscheinlich durch die beginnende Differenzierung der Kernsubstanz erklären (Fig. Q c).

In der Umgebung der sekundären Amöboide bilden sich Höhlen, welche mit Flüssigkeit und Zerfallsprodukten des Protoplasmas angefüllt sind; nach der Durchreißung der Cystenhülle gelangen in diese Höhlen auch Wanderzellen aus dem Bindegewebe von *Pleuronectes flesus.*

Zugunsten der Annahme, daß die sekundären Amöboide in der Tat eines der Entwicklungsstadien im Leben von *Lymphocystis* darstellen, nicht aber Leucocyten der Flundern, spricht sowohl die Entstehungsweise ihrer Kerne aus dem Chromatinnetz, welches schon zuvor in dem Protoplasma der Cyste des Parasiten aufgetreten war,

als auch die Bildung der für *Lymphocystis* charakteristischen Sporen innerhalb dieser Amöboide.

Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob die sekundären Amöboide von *Lymphocystis* auch zu einer weiteren Infektion der Gewebe des Wirtstieres dienen können, oder ob sie alle unmittelbar nach ihrem Entstehen zur Bildung der Sporen verwendet werden. Meiner Ansicht nach dürfte die Annahme nicht allzu unwahrscheinlich erscheinen, wonach diese Amöboide, je nach den Bedingungen ihrer Entwicklung, entweder zur Sporenbildung verwendet werden, oder aber zur intensiveren Infektion in den Geweben des Wirtstieres dienen können. Ich vermute, daß in den erwähnten Amöboiden, dank der früh eintretenden Zerstörung der Cystenhülle sowie der unmittelbaren Berührung der sekundären Amöboide von *Lymphocystis* mit den Gewebssäften der Flunder, die verlöschende Energie des vegetativen Lebens gleichsam von neuem angefacht wird, was die Wiederholung eines Wachstumsstadiums, ohne Übergang zum Stadium der Sporenbildung, zur Folge hat.

Auch der um diese Zeit aus der in dem Protoplasma der Amöboide enthaltenen Chromidialsubstanz hervorgehende Kern kann, wie mir scheint — infolge besonderer Ernährungsbedingungen, veränderter Bedingungen der Osmose usw. —, in anderer Weise reorganisiert werden, als bei später eintretender Durchreißung der Cystenhülle.

Den eigentlichen Prozeß der Sporenbildung bei *Lymphocystis* habe ich bis jetzt in verhältnismäßig nur unvollständiger Weise feststellen können, und zwar liegt dies daran, daß ich mich auf verschiedene vereinzelte Beobachtungen aus dem Studium von Schnitten und von durch Zerdrücken der Cysten erhaltenen Präparaten stützen mußte, ebenso auch auf das Studium solcher Cysten, welche zwar fixiert, aber nicht gefärbt, sondern einfach in Wasser oder Alkohol zerkleinert worden waren.

Die hier beschriebenen sekundären Amöboide haben meiner Ansicht nach unter anderem viele Ähnlichkeit mit jenen runden oder ovalen, mit einem oder zwei Körnchen versehenen Körperchen, welche Woodcock in den Cysten von *Lymphocystis* beobachtet, als Kügelchen „sphaerules“ beschrieben und für Sporen des betreffenden Parasiten gehalten hat (1904, p. 67, Taf. 3, Fig. 6). Ich selbst habe indessen bei der von mir untersuchten *Lymphocystis*-Form niemals eine so regelmäßige Anordnung der sekundären Amöboide bemerken können, wie sie Woodcock für seine kugelförmigen Körperchen beschreibt und abbildet.

Will man die Möglichkeit einer zweifachen Entwicklungsform

der Cysten nicht anerkennen, so wird man zugeben müssen, daß wir (d. h. ich und WOODCOCK) es mit verschiedenen Species von *Lymphocystis* zu tun gehabt haben; allein vorderhand liegt, meiner Meinung nach, trotzdem keinerlei Veranlassung vor, die Frage in dieser Richtung zu entscheiden, indem die Prozesse der Vermehrung auch bei ein und derselben Species von Protozoen verschiedene Wege einschlagen können, wofür uns schon jetzt nicht wenige Beispiele vorliegen.

In Anbetracht des Umstandes, daß ich sowohl den Prozeß der Sporenbildung bei *Lymphocystis*, als auch die Sporen selbst bereits früher kurz beschrieben habe (1907), will ich hier nicht näher auf diesen Gegenstand eingehen; ich beabsichtige jedoch später an anderer Stelle hierauf zurückzukommen; nichtsdestoweniger will ich gleich hier die Frage über die systematische Lage der uns interessierenden Parasiten etwas eingehender erörtern.

In meiner vorläufigen Mitteilung über *Lymphocystis* habe ich dieselbe auf Grund der Gestalt und des Baues ihrer Sporen, welche mit denen von *Henneguya* eine große Ähnlichkeit besitzen, auf diese letztere Gattung bezogen, wobei ich vorschlug, den früher von WOODCOCK gegebenen Namen *Lymphocystis johnstonei* durch den neuen Namen *Henneguya johnstonei* zu ersetzen. Erst nach meiner Rückkehr von der Küste des Eismeeres, wo mir weder die notwendige Literatur noch auch das erforderliche Material zu Gebote stand, besaß ich die Möglichkeit, typische Exemplare von *Henneguya* mit den von mir untersuchten *Lymphocystis* zu vergleichen, mit den Sporen *Henneguya* die nötigen Reaktionen vorzunehmen und die hauptsächlichsten Angaben in der einschlägigen Literatur durchzustudieren.

Bekanntlich finden sich in dem Protoplasma von *Henneguya* und *Myxobolus* Vacuolen besonderer Art, welche anfänglich für die Kerne von Sporen (BÜTSCHLI 1891, p. 636) angesehen worden waren; späterhin wurde festgestellt (THÉLOHAN 1889, p. 919), daß diese nur das Aussehen einer Vacuole besitzenden Gebilde, entweder aus Glykogen oder aus einer demselben in bezug auf ihre chemische Zusammensetzung sehr nahestehenden Substanz bestehen. Behufs einer regelmäßigen Bestimmung mußte demnach mit den Sporen von *Lymphocystis* eine Reaktion vorgenommen werden, um zu beweisen, daß die in ihrem Sporoplasma enthaltene Vacuole in der Tat einen Glykogenkörper darstellt. Unter der Einwirkung von Jod nehmen die Vacuolen in den Sporen von *Lymphocystis* (wie ich dies auch schon früher nachgewiesen hatte) zwar eine braune Farbe an, allein sie färben

sich nicht so intensiv, wie das echte Glykogenkörnchen in den von mir untersuchten *Henneguya*-Sporen. Außerdem wollte es mir bei einigen Sporen von *Lymphocystis* überhaupt nicht gelingen, eine Färbung ihrer Vacuolen durch Jod hervorzurufen. Hierzu muß indessen bemerkt werden, daß es bisweilen auch bei zweifellos zu *Henneguya* gehörigen Sporen, namentlich aber bei Arten mit sehr kleinen Sporen, oft recht schwer ist, bei der Einwirkung von Jod die Anwesenheit des für diese Sporen charakteristischen Glykogenkernes nachzuweisen. Die relative Unklarheit dieser Reaktion in bezug auf die Sporen von *Lymphocystis* ruft einige Zweifel an der Berechtigung hervor, den hier beschriebenen Parasiten als *Henneguya* zu bestimmen, wie ich dies in meiner vorläufigen Mitteilung getan habe; allein das gesamte Aussehen der Sporen, welche, namentlich wenn man dieselben zum ersten Male zu sehen bekommt, an Spermatozoen erinnern [worauf zum ersten Male schon von J. Müller (1841) hingewiesen wurde, der solche Sporen als Sporospermien bezeichnete], sowie ihr innerer Bau gestatten uns anzunehmen, daß *Lymphocystis* dennoch keine selbständige Gattung darstellt, sondern nur als eine besondere, bisher noch unbekannte Art der Gartung *Henneguya* anzusehen ist.[1])

Um diese Frage endgültig zu beantworten, sind jedoch noch ergänzende Untersuchungen an anderen Arten von Myxosporidien anzustellen; ich habe mich aus diesem Grunde noch nicht dazu entschließen können, in der vorliegenden Arbeit den alten Namen *Lymphocystis* durch den neueren *Henneguya* zu ersetzen.

Vergleicht man die Bildungsweisen der Sporen bei den Myxosporidien, welche in den Höhlungen der Gallen- und Harnblasen leben, mit der Sporogonie der fast ihr ganzes Leben in den Geweben ihres Wirtstieres zubringenden Myxosporidien, so wird man einen ganz beträchtlichen Unterschied in dem Verlauf dieser Prozesse konstatieren müssen.

Allerdings wissen wir einstweilen noch sehr wenig über die Sporenbildung bei den Gewebeparasiten, allein schon die wenigen Angaben, welche wir hierüber besitzen, weisen darauf hin, einen

[1]) Es muß hier unbedingt auch auf die ähnlichen Schwierigkeiten in der Bestimmung der Myxosporidien hingewiesen werden, welche bei den Forellen entdeckt, zuvor als *Myxobolus cerebralis* bestimmt und erst später von M. Plehn in *Lentospora cerebralis* umbenannt wurden. Ich teile die Zweifel von Plehn über die Bedeutung der Vacuolen von *Myxobolus* (1904, p. 150) durchaus und glaube, daß das Vorhandensein solcher jodophiler Vacuolen durchaus kein charakteristisches systematisches Merkmal darstellt.

wie großen Einfluß die äußeren Bedingungen auf den Entwicklungsgang des Organismus ausüben.

Ich vermute, daß das Leben einer jeden Zelle aus einer ganzen Reihe von Prozessen zusammengesetzt ist, welche durch den Kampf ihrer einzelnen Bestandteile untereinander bedingt werden.

Kern und Protoplasma, Chromatin und Plastin, generatives und vegetatives Chromatin, männliche und weibliche Elemente der Kernsubstanz — alles dieses sind nur einzelne, gleichsam miteinander im Kampfe begriffene Zellelemente, welche nur den morphologischen Reflex von energetischen, gegenseitig ausgleichenden, eine notwendige Bedingung des Lebens ausmachenden Prozessen darstellen.

Die Darstellung eines Bildes der Einwirkung äußerer Bedingungen auf das Ergebnis der gegenseitigen Wirkung einzelner Zellbestandteile aufeinander (welche sich naturgemäß stets in dem Zustande des labilen Gleichgewichts befinden) — dies ist eine Aufgabe, deren Lösung ich mir bei den von mir unternommenen Studien über verschiedene parasitische Protozoen vorerst nur vorgenommen habe; nichtsdestoweniger glaube ich meinen vorstehenden Aufsatz über *Lymphocystis* mit einer Voraussetzung schließen zu können, deren Begründung und Weiterentwicklung mir vielleicht in der Zukunft gelingen wird: meine Voraussetzung besteht darin, daß wir bei den parasitischen Protozoen und speziell bei den in den Geweben der Wirtstiere lebenden Myxosporidien phylogenetisch ältere Teilungsweisen des Kernes und ältere gegenseitige Beziehungen zwischen den Bestandteilen des Kernes und des Protoplasmas antreffen als bei den Myxosporidien, welche die Höhlungen der Gallen- und Harnblasen bewohnen. Diese ältere Form der Prozesse der Sporogonie wird, wie mir scheinen will, ausschließlich durch die eigenartige Einwirkung der äußeren Verhältnisse auf die gegenseitigen Beziehungen zwischen den einzelnen Bestandteilen des Organismus hervorgerufen.

Literatur-Verzeichnis.

1907 Awerinzew, S.: Zur Kenntnis von Lymphocystis johnstonei Woodcock. Zool. Anz. Vol. 31.

1881 Bütschli, O.: Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 35.

1900 Calkins, G.: Lymphosporidium truttae n. g. n. sp. the cause of a recent epidemic among Broock-Trout, Salvelinus fontinalis. Zool. Anz. Vol. 23

1905 Johnstone, J.: Internal parasites and diseased conditions of Fishes. Rep. Lancash. Sea-fisher. Sc. Invest. f. 1904 (13).

1907 —: Internal parasites and diseased conditions of Fishes. Ibid. 1906 (15).

1874 Lowe: Fishes of Norfolk. Trans. Norf. Norwich Nat. Soc. 1874.

1884—85 McIntosh: Diseases of Fishes. Ann. Rep. Scott. Fish. Board f. 1884, 1885 (3, 4).

1903 Minchin, E. A.: The Sporozoa (in: Ray Lankester Treatis on Zool. Vol. 1).

1906 Moroff, Th.: Bemerkungen über den Kerrn der Aggregata Frenzel. Zool. Anz. Vol. 31.

1908 —: Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregata-Arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Vol. 11.

1841 Müller, I.: Über eine eigentümliche krankhafte parasitische Bildung mit spezifisch organisierten Samenkörperchen. Müller's Arch. f. anat. Physiol. (1841).

1905 Plehn, M.: Über die Drehkrankheit der Salmoniden. Arch. f. Protistenk. Vol. 5.

1892 Sandeman, G.: On the multiple Tumours in Plaice and Flounders. 11 th. Ann. Rep. Scott. Fish. Board f. 1892.

1903 Schaudinn, F.: Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. Bacillus sporonema n. sp. Arch. f. Protistenk. Vol. 2.

1899 Scheel, C.: Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. f. C. v. Kupffer.

1907 Schröder, O.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa sabrazesi. Arch. f. Protistenk. Vol. 9.

1904 Stempell, W.: Über Nosema anomalum Monz. Arch. f. Protistenk. Vol. 4.

1889 Thélohan, P.: Sur la constitution des spores des Myxosporidies. C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 109.

1895 —: Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Soc. France Belgique Vol. 26.

1904 Woodcock, H. M.: Note on a remarkable parasite of Plaice and Flounders. Rep. Lancash. Sea-fisher. Laborat. f. 1903 (12).

1904 Zuelzer, M.: Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter. Arch. f. Protistenk. Vol. 4.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Über Bau und Naturgeschichte des *Trypanoplasma helicis* LEIDY.

Von
Ludwig Friedrich.

(Hierzu 48 Figuren im Text.)

Zu den Protozoen, die im letzten Jahrzehnt mit das größte Interesse erweckten und die meisten Bearbeiter fanden, gehören neben den Malariaparasiten unstreitig die Trypanosomen. Ihre Kenntnis ist in den letzten Jahren erheblich gefördert worden. Ich brauche nur an Namen wie SCHAUDINN, PROWAZEK, KEYSSELITZ usw. zu erinnern, welche Forscher sich große Verdienste um die Kenntnis der Morphologie, namentlich aber um die Fortpflanzung dieser Tiere erworben haben. Wenn ich es nun unternehme, in der nachfolgenden Darstellung ein bisher nicht beschriebenes Trypanoplasma zu behandeln, so entspringt dies dem Wunsche, mit diesem recht interessanten Objekt einen Beitrag zur Kenntnis der interessanten Gruppe jener parasitischen Flagellaten zu liefern.

Bei Untersuchungen, die im hiesigen zoologischen Institut von Herrn Prof. JOH. MEISENHEIMER über die Biologie und Physiologie des Begattungsvorganges von *Helix pomatia* angestellt wurden, lenkten die schon seit längerer Zeit unter dem Namen *Bodo helicis* LEIDY bekannten flagellaten Parasiten der Weinbergschnecke wiederholt die Aufmerksamkeit auf sich. Kommen doch in dem Receptaculum seminis diese Flagellaten in solchen Mengen vor, daß

sie mitunter die Spermatozoen an Zahl übertreffen. Das gleiche kann unter Umständen in den Spermatophoren der Fall sein. Da meines Wissens Genaueres über diesen durch eine eigenartige Lebensweise bemerkenswerten Flagellaten nicht bekannt ist, so versuchte ich, den Bau und die Lebensgeschichte dieser Tiere möglichst klar zu stellen, ein besonders im Hinblick auf die Biologie des Tieres nicht ganz leichtes Unternehmen. Es sei gleich vorweggenommen, was sich dann aus dem folgenden ergeben wird, nämlich, daß der Flagellat nicht der Gattung *Bodo* angehört, sondern dem Genus *Trypanoplasma* einzureihen ist.

Material und Methodik der Untersuchung.

Meine im Herbst 1906 begonnenen Untersuchungen erstreckten sich in erster Linie auf *Helix pomatia.* Diese Schnecken stammten aus der Umgebung von Marburg und Frankfurt am Main. Nebenher untersuchte ich auch *Tachea hortensis, Tachea nemoralis, Limax maximus* und *Arion empiricorum.* Die im Spätsommer 1906 gesammelten Tiere überwinterten in Terrarien, ohne die Gehäuse mit einem festen Deckel abzuschließen. Da diese Schnecken meist eingingen, so wartete ich im Herbste 1907 mit dem Einsammeln des Wintermaterials, bis sich die Gehäuse fest geschlossen hatten. Auf diese Weise gelang es, einen weitaus größeren Prozentsatz bis zum nächsten Frühjahr lebend zu erhalten. Während des Sommers befanden sich die Schnecken teils in Glasterrarien, teils in Holzkisten mit durchbrochenem Holzdeckel. Die Terrarien eigneten sich für meine Zwecke besser als die Kisten, weil sie besser die Feuchtigkeit hielten. Als Bodenbelag diente anfangs ausgestochener Rasen. Später kam dann nur noch Gartenerde zur Verwendung, weil sich diese leichter von den Nahrungsresten, die rasch in Fäulnis übergingen infolge der feuchten Temperatur, und von den Fäkalien gereinigt werden konnte. Die Terrarien mit den Glaswänden boten außerdem gegenüber den Holzkisten den Vorteil, daß sie gegen die Außenluft gut abgeschlossen werden konnten, hingegen die Sonne die Temperatur im Terrarium selber stark erhöhte. So kam es, daß die Schnecken viel früher copulierten als es gewöhnlich im Freien der Fall zu sein pflegt.

Für die Untersuchung der in den Geschlechtsorganen des Wirtes vorkommenden Flagellaten wurden Ausstriche und Schnitte verwandt.

In der Hauptsache wurden das Receptaculum und die Spermatophore untersucht. Als Konservierungsflüssigkeiten dienten Osmium und Sublimatgemische, wie Hermann'sche Lösung, Sublimat-Alkohol-Salpetersäure und Zenker'sche Lösung. Die drei Gemische bewährten sich gleich gut, wenn auch für die Konservierung der Spermatophoren Sublimat-Alkohol-Salpetersäure vorzuziehen ist, da sich bei dieser Behandlungsweise die Objekte nicht färben, während Hermann'sche Lösung dieselben schwärzt. Mit die besten Kernfixierungen lieferte die Zenker'sche Lösung.

Die Spermatophoren wurden meist sofort nach der Copulation an dem aus den Schnecken heraushängenden Endfaden gefaßt und herausgezogen. Häufig gelingt dies aber nicht, da der Endfaden abreißt und auch die Schnecken sich mit großer Kraft gegen das Herausziehen wehren. Durch Aufschneiden des Stieles des Receptaculums konnte man aber auch in diesem Falle die Spermatophore unbeschädigt erhalten.

Während der Begattungszeit enthält das Receptaculum soviel Flüssigkeit, daß man seinen Inhalt direkt zu Ausstrichen benutzen kann. Sonst aber ist es meist von einer zähen braunen Masse erfüllt, die erst mit Kochsalzlösung verrieben und verdünnt werden muß, ehe sie einer weiteren Behandlung zugänglich ist. Die Trypanoplasmen, die in den Spalten dieser Masse leben, werden frei und verteilen sich gleichmäßig über die ganze Aufschwemmung. Dünne Ausstriche hiervon wurden mit Osmiumdämpfen konserviert oder die ganze Aufschwemmung mit 2 proz. Osmiumsäure übergossen und dann in kleine Reagenzröhrchen gegossen. Es bildet sich alsdann ein Bodensatz, der in gewohnter Weise gehärtet wurde, um schließlich zu Ausstrichen verwendet zu werden. Diese letztere Methode liefert die besten Habitusbilder. Da aber zwischen jeder Behandlungsstufe sich die Aufschwemmung wieder absetzen muß, ehe das betreffende Reagenz entfernt werden kann, so wirkt einmal die Osmiumsäure sehr lange ein und dann geht viel Material verloren. Trotz dieser beiden Mängel kam diese Methode häufig zu Anwendung, namentlich um Ausstriche zu kontrollieren.

Zur Färbung dienten hauptsächlich Hämatoxyline, da Karminlösungen infolge der Osmiumbehandlung so gut wie gar nicht einwirkten. Am besten bewährte sich Heidenhain's Hämatoxylin.

Da sehr bald die Trypanoplasmennatur der untersuchten Flagellaten erkannt wurde, so lag es nahe, die bei Trypanosomen angewandten Färbungen zu gebrauchen. Anfangs versuchte ich es mit den Ziemann'schen Vorschriften für die Romanovsky-Färbung,

doch ohne Erfolg. Auch die Giemsa'sche Modifikation versagte anfangs häufig, bis ich schließlich fand, daß die Ursache der mannigfachen Mißerfolge in der Konservierungsmethode begründet lag. Offenbar wirkte die Osmiumsäure zu lange ein. Es zeigte sich, daß die Dämpfe der 2 proz. Osmiumsäure nur 5—7 Sekunden zur Anwendung kommen dürfen. Um nun möglichst gesättigte Dämpfe zu erlangen und diese bequem benutzen zu können, baute ich mir einen besonderen Apparat, nämlich einen rechteckigen Glaskasten, dessen eine, durch einen Glasdeckel verschließbare Seite oben eine Öffnung zum Hineinschieben des Objektträgers hat. Der Objektträger bewegt sich in zwei eingeschliffenen Rinnen. Eine Öffnung in der vorderen Wand dient zur Entleerung der am Boden befindlichen Osmiumsäure nach dem Gebrauch.

Schnitte färbten sich am besten mit Heidenhain's Hämatoxylin.

Die geringe Größe und die relativ bedeutende Geschwindigkeit, mit der sich die Flagellaten fortbewegen, macht eine genaue Untersuchung lebender Flagellaten gerade zu unmöglich. Daher mußte in der Hauptsache konserviertes Material benutzt werden, während Flagellaten in lebenden Zuständen nur zur Vergleichung und Bestätigung der gemachten Befunde untersucht wurden. Als geeignete Untersuchungsflüssigkeit fand sich 0,75 proz. Kochsalzlösung. Andere Konzentrationen ergaben verschiedenartige Unregelmäßigkeiten und Reizzustände, wie ich sie später noch des genaueren beschreiben werde.

Allgemeines über Trypanoplasmen, ihre Benennung und systematische Stellung, sowie ihr Vorkommen.

Die Gattung *Trypanoplasma* wurde von Laveran u. Mesnil für die flagellaten Blutparasiten aufgestellt, die im Gegensatz zu den Trypanosomen nach ihrer Definition zwei Geißeln besaßen. Nach ihnen sind bekanntlich (9, 10) Trypanoplasmen: „Flagellés à corps allongé présentant latéralement une membrane ondulante, dont le bord épaissi se prolonge en avant et en arrière par un flagelle; vers le milieu de son traget la membrane ondulante est en relation avec une masse, qui a la grosseur et les réactions colorantes de noyau. Probablement divisions longitudinales binaires égales.“ Dieser Definition lagen Beobachtungen der genannten Autoren zugrunde, die sich später als fehlerhaft erwiesen. Sie hatten nämlich den Kern für den

Blepharoplasten gehalten und die undulierende Membran in zwei Teile zerlegt. SCHAUDINN glaubte in diesen Flagellaten die Urform der Blutschmarotzer gefunden zu haben. Er betrachtete (26) ebenso wie die beiden genannten Autoren den Kern als Ausgangspunkt der nach beiden Seiten verlaufenden undulierenden Membranen und der Geißel. Er gab im Anschluß hieran eine scharfsinnige Interpretation des *Herpetomonas* auf Grund der Untersuchungen von PROWAZEK (22). Da sich die Angaben von LAVERAN u. MESNIL (9, 10) nicht bestätigten, so mußte auch SCHAUDINN's Theorie, die auf ihnen ruht, fallen.

LÉGER (12) gab 1904 eine genaue Beschreibung und Definition der Trypanoplasmen. Er sieht das Centrosoma von LAVERAN u. MESNIL als Kern und das zweite kernartige Gebilde als Blepharoplast an. Wenn auch SCHAUDINN's Ansicht in ihrer ursprünglichen Form sich nicht halten ließ, so glaubte man in anderer Hinsicht die Trypanoplasmen als ursprünglichere Trypanosomen betrachten zu dürfen, insofern man *Trypanophis Grobbeni* (6) als ein Zwischenglied zwischen Trypanoplasmen und Trypanosomen betrachtete. Die freie vordere Geißel der Trypanoplasmen sollte bei *Trypanophis* bis auf ein Rudiment rückgebildet sein, während sie bei Trypanosomen völlig fehlt. Diese Annahmen von LÉGER u. SCHAUDINN (26) ziehen LAVERAN u. MESNIL (11) in Zweifel, indem sie mit Recht darauf aufmerksam machen, daß bei Trypanosomen die Geißel morphologisch und entwicklungsgeschichtlich die vordere ist, während sie nach obiger Theorie die hintere sein müßte, die erhalten blieb. Sie nehmen daher keine allzunahe Verwandschaft an, vgl. auch SENN (27). Ausschlaggebend ist für sie der Umstand, daß Trypanoplasmen direkt zweikernig sind, dagegen bei Trypanosomen die beiden Kerne voneinander sehr verschieden sind. Die Tatsache der Doppelkernigkeit wurde von HARTMANN (4) dazu benutzt die Trypanosomiden DOFLEIN's (2) mit den Hämosporidien zu einer neuen Gruppe der Binucleata zusammenzufassen.

Soweit meine Literaturkenntnis reicht, sind Trypanoplasmen bis jetzt nur im Blute von Fischen aufgefunden worden. Man unterschied drei Arten (19) 1. *Tr. borreli* LAV. et MESNIL aus *Scardinius erythrophthalmus*, 2. *Tr. cyprini* M. PLEHN aus *Cyprinus carpio* und 3. *Tr. varium* aus *Cobitis barbatula*. KEYSSELITZ (7) vermutet, daß diese drei Arten zusammengehören. Zum Schluß sei für das bessere Verständnis des folgenden noch die jetzt gültige Definition der Genus *Trypanoplasma* angeführt (21): „Flagellaten, seitlich eine undulierende Membran tragend, deren verdickter Rand sich nach hinten in eine Geißel fortsetzt, und sich nach vorn umbiegt, um in

einer Centrosomamasse zu enden, die die Stärke, und, bis zu einem gewissen Grade, die Struktur eines Kernes hat. Von derselben Masse geht eine vordere, freie Geißel ab. Wahrscheinlich gleichmäßige Längsteilung — Parasiten des Fischblutes."

Nomenklatur von *Trypanoplasma helicis.*

Bezüglich des Objekts meiner eigentlichen Untersuchung sehe ich mich genötigt, zunächst auf die einschlägige Literatur einzugehen, um den richtigen Namen festzustellen. Der Parasit, der schon seit langem beobachtet wurde, hat im Laufe der Jahre mehrmals den Autornamen gewechselt. Da ihm nun in letzter Zeit ein ihm nicht zukommender Namen wiederum beigelegt wurde, so will ich alle mir bekannten Literaturbelege anführen.

Die bisher übliche Bezeichnung *Bodo helicis* Diesing stammt von Diesing (1). Dieser gibt 1850 in seinem Systema Helminthum folgende Definition: *Bodo* (*Cercomonas*) *Helicis* Diesing. Corpus elongatum, ellipticum, fusiforme v. ovatum, hyalinum. Flagellum et cauda subaequilonga, corpore breviora. Longit $^1/_{125}$—$^1/_{100}$'''. Dann folgen Literaturangaben, die sich auf Veröffentlichungen Leidy's beziehen. Zum Schluß heißt es dann: Habitaculum. In Helicis albolabris, tridentatae, et alternatae vasis seminalibus, Philadelphiae. Helix nemoralis, Vindobonae, Augusto (Leidy). Diesing hat diese Angaben aus den Beschreibungen Leidy's übernommen. Dieser hatte für die Flagellaten, die er in den Geschlechtsorganen von Heliciden fand, das Genus *Cryptobia* im Jahre 1846 aufgestellt (15). Seine ausführlichen Beschreibungen lassen erkennen, daß es sich um Trypanoplasmen handelte. Aber schon 1847 änderte Leidy den Namen *Cryptobia* in *Cryptoicus*, da man mit *Cryptobium* schon einen Käfer bezeichnete. Er definierte (16): Cryptoicus helicis. Coloris expers; forma plerumque elongata, ellipsoidi, fusiformi vel Ovata: caudis duabus adversis, una longiori quam altera. Structura interna stomachos duos et granulos namerosos parvos exhibit long. $^1/_{125}$—$^1/_{100}$ lin. Habitat in spermateca vel „vessie copulatrice" Helicis albolabris, tridentatae &c. et Bulimi decollati. Diesing scheint den neuen Namen *Cryptoicus* nicht gekannt zu haben. Er reihte auf Grund der Beschreibung, die Leidy gab, die Flagellaten der Gattung *Bodo* Ehrenberg ein (1). Die Abbildungen von Leidy legten auch diesen Gedanken sehr nahe. Leidy (17, 18) nahm übrigens Diesing's Nomenklatur an. Nach unsern jetzigen Gesetzen muß der Autorname aber Leidy und nicht Diesing lauten, da wie wir sahen, Leidy vier Jahre früher als Diesing den Beinamen *helicis* gab.

Die Heliciden, in denen Leidy die Flagellaten beobachtete, sind mit Ausnahme von *Helix nemoralis* amerikanische Formen. Für *Helix pomatia* beschrieben meines Wissens zuerst Keferstein u. Ehlers (5) das Vorkommen parasitischer Flagellaten. Diese sind, wie ich glaube, identisch mit den von Leidy beobachteten. Die Angaben v. Keferstein u. Ehlers wurden später allgemein übernommen, da diese Autoren eine genaue Vorstellung von der Gestalt der Flagellaten besaßen. Sie erkannten schon die undulierende Membran als eine Längskriste, ohne jedoch von der physiologischen Bedeutung nähere Kenntnis zu besitzen.

Lebensweise von *Trypanoplasma helicis.*

Die Trypanoplasmen finden sich im Receptaculum seminis meist in Nestern zusammengehäuft. Sie suchen wahrscheinlich die flüssigkeitsreicheren Stellen der braunen Inhaltsmasse auf. Die Nester liegen meist in der Nähe des Epithels. Dies ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß dieses ein Sekret abscheidet, das den Spermatozoen zur Nahrung dienen soll. Während der Begattungszeit, wo viele Spermatozoen in dem Receptaculum vorhanden sind, ist dieses mit Flüssigkeit prall gefüllt, während diese später abnimmt. Es ist schon lange bekannt, daß ein großer Teil der im Receptaculum vorhandenen Spermatozoen nicht zur Befruchtung gelangt und dann allmählich zerfällt. Diese Zerfallsprodukte sind es wohl hauptsächlich, die den Trypanoplasmen während des größten Teils des Jahres zur Nahrung dienen. Von den Nestern in der Nähe des Epithels dringen sie in die Spalten der braunen Masse ein.

Außerhalb des Wirtstieres kann man die Trypanoplasmen eine Woche und länger am Leben erhalten, wenn man den Inhalt des Receptaculums mit Kochsalzlösung verreibt und für Durchlüftung dieses Gemisches sorgt. Auffällig ist, daß das Plasma abgestorbener Trypanoplasmen oft erst sehr langsam zerfällt, obwohl Bakterien in großen Mengen sich regelmäßig einstellen. In einem beobachteten Falle war keine Veränderung der äußeren Gestalt nach acht Tagen zu beobachten, obwohl schon nach 48 Stunden die Tiere keine Bewegungserscheinungen mehr zeigten.

Kochsalzlösung übte mitunter einen starken Reiz aus, derart, daß die ohnehin schon lebhaften Bewegungen noch zunahmen. Die Tiere kontrahierten sich auch mitunter so sehr, daß von ihrer typischen Gestalt bald nichts mehr zu erkennen war. Nach einiger Zeit gewöhnten sie sich aber meist an die Lösung. Während des Winters

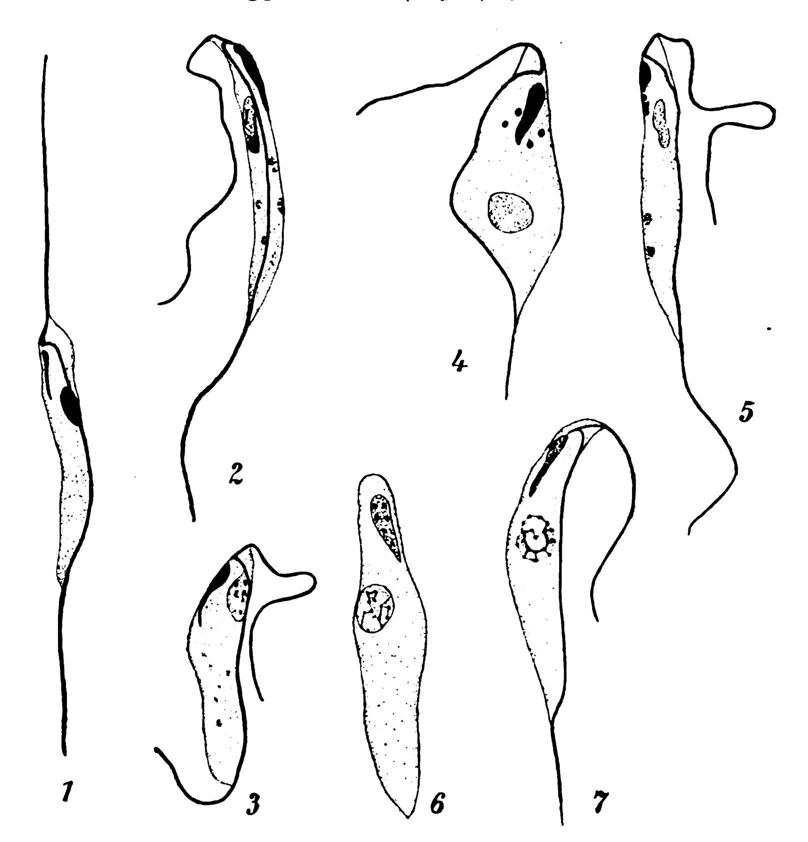
zeigten frisch geöffnete Receptacula nur selten lebende Trypanoplasmen. Daher wurde anfangs viel Material als unbrauchbar fortgeworfen, bis sich herausstellte, daß bei Zusatz von Kochsalzlösung sich bald Leben entwickelte. Nach etwa einer Stunde fanden sich in den meisten Fällen lebende Trypanoplasmen vor. Aus diesem Umstande und aus den später zu schildernden Kernverhältnissen schließe ich, daß die Flagellaten während des Winters einen Zustand herabgesetzter Bewegungsfähigkeit durchzumachen haben. Verständlich ist dies immerhin, wenn man bedenkt, daß das Wirtstier selber eine Ruheperiode durchmacht, bei der die Lebensfunktionen auf ein Minimum herabgesetzt sind. Gleichzeitig schrumpft das Receptaculum stark zusammmen und sein Inhalt bildet eine ziemlich feste Masse. Die Lebensbedingungen werden also für die Trypanoplasmen recht ungünstig. Sie schränken daher ebenfalls ihre Lebensfunktionen ein. Ein völliges Ruhestadium, etwa eine Encystierung, ist nicht notwendig, da von außen keine Gefahr droht und Nahrung immerhin noch vorhanden ist.

Morphologie.

Das Cytoplasma und seine Einschlüsse.

Trypanoplasma helicis besitzt in ruhendem Zustande einen meist integralzeichenförmig gebogenen Körper (Fig. 1, 3), dessen Länge zwischen 15 und etwa 25 μ variiert. Vom Vorderende aus gerechnet nimmt seine Breite rasch zu, um dann nach hinten ganz allmählich abzunehmen. Im Durchschnitt mißt die Breite 1—3 μ. Der Körper ist nicht drehrund, sondern meist etwas abgeplattet. Die Farbe des Plasma ist durchscheinend mit einem grünlichen Schimmer. Das Plasma ist in der Hauptsache im mittleren Drittel des Tieres gelegen, also in der Gegend dicht hinter dem Kern. Präparate, die nach Giemsa's Methode behandelt wurden, zeigen oft Flagellaten, deren Plasma einen alveolären Bau besitzt. Die Alveolen können bedeutende Durchmesser erlangen (Fig. 8, 11—13). Etwas gequetschte Exemplare lassen mitunter den sich rötlich färbenden Periplasten erkennen. An lebenden Tieren beobachtet man zwei, mitunter auch mehr stärker lichtbrechende Bläschen. Das eine derselben, dessen Umfang meist ziemlich beträchtlich ist und regelmäßig im hinteren Drittel des Flagellaten gelegen ist, glaube ich als Vakuole ansprechen

zu dürfen. Auf Präparaten, die mit Alkohol behandelt wurden, ist sie natürlich nicht mehr zu erkennen. Das vordere, regelmäßig sichtbare Bläschen entspricht nach Lage und Größe dem Kern. Diese beiden stärker lichtbrechenden Gebilde hatte auch schon Leidy beobachtet und auf seinen Abbildungen angedeutet. In gefärbten Trypanoplasmen kann man oft eine ganze Anzahl Granulationen erkennen, die sich teils blau, teils rot färben. Die Größe solcher Gebilde ist manchmal eine recht beträchtliche. Oft sind mehrere solcher Granula zu einer Gruppe vereint (Fig. 2, 5). Sie fehlen fast immer



im vorderen Drittel des Körpers. In einzelnen Fällen waren sie aber auch gleichmäßig über die ganze Zelle verteilt und da sie, was Farbe und Aussehen anbelangt, den Chromatinpartikeln glichen, so erhielt man das Bild eines Chromidiums (Fig. 16). Ob nun die Granula aus Chromatin bestanden oder ob es sich um Stoffwechselprodukte oder ähnliche Dinge handelte, das will ich nicht entscheiden.

Ich will hier nur auf eine Eigentümlichkeit der Giemsa'schen Färbemethode aufmerksam machen. Alle rot gefärbten Partien nehmen bei stärkerer Vergrößerung einen mehr bläulichen Ton an. So kann es vorkommen, daß intensiv rot gefärbte Granula bei starker Vergrößerung blau erscheinen.

Léger (13) beobachtete bei *Trypanoplasma varium* neben den normalerweise vorkommenden Granulationen kleine regelmäßig gestaltete Körperchen, die er für Parasiten hielt, weil er sah, daß sie im Augenblick der Fixierung den Wirt verließen. Bei *Trypanoplasma helicis* fand ich mitunter ähnliche regelmäßige Gebilde. Da auf dem Objektträger neben den Flagellaten dieselben Granula lagen, so liegt die Vermutung nahe, daß es sich um die nämliche Erscheinung wie die von Léger beschriebene handelt. Ob es aber gerade Parasiten sind, möchte doch zweifelhaft erscheinen. Näher liegt der Gedanke, daß hier Granula von einer ziemlichen Konsistenz vorliegen, die eben wegen ihrer Festigkeit bei der Konservierung aus dem zarten Plasma herausgepreßt werden, wenn der Zellkörper sich etwas kontrahiert.

In bezug auf die Verteilung des Plasmas im Tiere ist noch hinzuzufügen, daß es sich an der der undulierenden Membran gegenüberliegenden Seite am dichtesten anordnet. Damit hängt zusammen, daß die gegenüberliegende Seite oft eine stärkere Krümmung aufweist. Auf die physiologische Bedeutung dieser Erscheinung möchte ich später im Zusammenhang mit den übrigen Bewegungserscheinungen eingehen.

Bewegungsorgane.

a) Blepharoplast.

Auf gefärbten Präparaten fallen sofort zwei äußerst chromatophile Körper in die Augen (Fig. 1 und folgende), deren Lage zueinander oft beträchtlich variiert, je nach der Gestalt, die die Trypanoplasmen gerade besitzen. In langgestreckten Tieren liegen beide meist dicht nebeneinander im ersten Drittel der Zelle (Fig. 1–3).

In bezug auf die Gestalt wäre zu sagen, daß das eine Gebilde meist kreisrund oder ellipsenförmig erscheint (Fig. 1—7 und folgende). Doch kann es auch andere Formen annehmen. Es färbt sich hell-

bis dunkelrot und ist seiner physiologischen Bedeutung nach der Zellkern oder besser der Hauptkern. Das andere Gebilde ist regelmäßig um einige Nuancen dunkler gefärbt. Es erscheint daher rot bis violett. Da es wahrscheinlich mit den Geißeln in Beziehung steht, so will ich es in Analogie zu den Trypanosomen Blepharoplast nennen. Er ist meist langgestreckt (Fig. 1 und folgende), sein Vorderende dicker als das hintere. So erscheint er stab- oder keulenförmig. Er liegt oft in seiner ganzen Länge dem Plasmarande an (Fig. 2). Alle bisherigen Angaben über die Lagebeziehungen von Kern und Blepharoplast gelten nur für langgestreckte Tiere. Bei der geringsten Kontraktion ändert sich sofort das Bild (Fig. 4 und 6).

Der Blepharoplast läßt infolge seiner intensiven Färbbarkeit gewöhnlich keine feinere Struktur an sich erkennen. LÉGER (12, 14) beobachtete, daß bei den von ihm untersuchten Trypanoplasmen der Blepharoplast mitunter aus mehreren Stücken bestand, die scheinbar durch Transversalteilung aus einem langgestrecken Blepharoplasten entstanden waren. Ähnliches fand sich bei *Trypanoplasma helicis* ziemlich häufig (Fig. 5). Vier und mehr hintereinander gereihte Teilstücke waren keine Seltenheit. In einem Falle konnte ich neun Teilstücke erkennen, ein großes und acht kleine. Da neben der Querteilung auch ziemlich häufig Längsteilung auftritt, so könnte es sich bei beiden Vorgängen um Fortpflanzungsstadien handeln. Wahrscheinlich aber findet bei der Querteilung auch eine Reduktion der chromatischen Elemente statt. Besonders dann ist diese wohl die alleinige Ursache, wenn eine Abschnürung am dünnen Hinterende eintritt (Fig. 5). Andererseits darf nicht übersehen werden, daß es überhaupt schwer zu entscheiden ist, ob die Teilstücke vom Blepharoplasten herrühren. Wie schon erwähnt, kommt die intensive Färbbarkeit auch allen möglichen Granulationen zu, deren Bedeutung meistens unklar ist. Was dagegen die Längsteilung anbelangt, so ließ sich ihr Zusammenhang mit der Zellteilung sicher nachweisen.

Besonders günstige Objekte ließen deutlich eine Struktur des Blepharoplasten erkennen. In einer stark färbbaren Grundsubstanz liegen noch intensiver gefärbte Granula (Fig. 6—7, 38, 40 und 41). Die einzelnen Körnchen sind oft durch Fäden miteinander verbunden, genau wie die Chromatinkörner des Kernes. Diese Erscheinung tritt auch auf Schnitten zutage. Die einzelnen Granula liegen entweder peripher oder wabig verteilt oder auch hintereinander gereiht (Fig. 6, 7, 38). Meiner Ansicht nach darf man solchen Verschiedenheiten keine allzugroße Bedeutung beimessen, da bei der enormen Mannigfaltigkeit der bei der Konservierung erhaltenen Bilder auch

der Blepharoplast in immer wechselnden Formen erscheint und daher auch seine Bestandteile verschieden angeordnet sind.

Da die Granula stärker das Licht brechen als die übrige Substanz des Blepharoplasten, so kann man sie bei intensiver Beleuchtung auch an sonst ganz undurchsichtigen Objekten erkennen. Ihre Zahl schwankt sehr. Keysselitz (7) schreibt, daß die dunkleren Granula gelegentlich aus dem Blepharoplasten ausgestoßen werden können. Ich mache darauf aufmerksam, daß es sich in Fig. 4 um eine ähnliche Erscheinung handeln kann, da die um den Blepharoplasten herumliegenden Granula an Größe etwa denen im Blepharoplasten selber entsprechen. Eine Membran, die den Blepharoplasten nach Art einer Kernmembran umgibt, glaube ich bestimmt gefunden zu haben (Fig. 6, 7). Daß diese großen Granula immer in den Blepharoplasten vorkommen und nur durch die stark gefärbte Grundsubstanz verdeckt werden, glaube ich keineswegs. Vielmehr bin ich der Ansicht, daß gewöhnlich ein Maschenwerk mit fein verteiltem Chromatin etwa wie in Fig. 40 vorhanden ist. Zeitweise unter gewissen Umständen treten nun größere Granula auf, die durch Zusammenballen chromatischer Elemente entstanden sind. Die Bedeutung dieses Vorganges ist mir nicht genau bekannt. Doch liegt die Vermutung sehr nahe, daß es sich um regulatorische Vorgänge handelt. So läßt es sich auch erklären, warum die Zahl solcher Granula so verschieden ist, kommt es doch vor, daß in einem sonst homogen gefärbten Blepharoplasten nur ein bis zwei solcher Chromatinansammlungen gelegen sind.

Aus seinem Bau kann man mit einiger Sicherheit auf die Kernnatur des Blepharoplasten schließen. Solche Beweise, wie sie Schaudinn (26) gegeben hat, besitze ich nicht; sie sind bisher für Trypanoplasmen auch noch nicht gefunden worden. Wenn der Blepharoplast in ähnlicher Weise aus dem Hauptkern hervorgegangen sein sollte, wie dies bei *Haemoproteus noctuae* der Fall ist, so müßte in diesem Falle der Blepharoplast die Hauptmasse des Chromatins mit bekommen haben. Mir erscheint dieser Vorgang wenig wahrscheinlich. Im übrigen mache ich darauf aufmerksam, daß, wie oben ausführlich erörtert wurde, die Verwandtschaft zwischen Trypanoplasmen und Trypanosomen keine allzu nahe ist, es sich daher erübrigt, Analogien zwischen beiden Geschlechtern herzustellen, nach der Art wie es bei Betrachtungen über Trypanosomen angebracht ist.

b) Geißel, Saumgeißel und undulierende Membram.

Der Geißelanfang liegt unmittelbar vor dem Blepharoplasten. Die Geißeln enden frei, doch so nahe dem Geißelkern (wie man den Blepharoplasten auch genannt hat), daß sie oft scheinbar demselben entspringen. Kleine Anschwellungen an der Ursprungsstelle ließen sich nur ganz ausnahmsweise beobachten und zwar bei Fortpflanzungsstadien (Fig. 34). Gewöhnlich verlaufen beide Geißeln im Anfang so nahe nebeneinander, daß das Mikroskop nur eine Linie zeigt. Die kleinen Anschwellungen, die wohl an die Basalkörner der Cilien oder die Centrosome der Spermatozoen erinnern, spielen bekanntlich in der Literatur eine Rolle, seitdem SCHAUDINN (26) das Entstehen der Geißel durch Teilung eines Kernfragmentes beschrieb. Man (8) schließt nun auf einen ähnlichen Ursprung in den Fällen, wo es noch nicht nachgewiesen wurde, aus dem Vorhandensein der beiden Verdickungen. Für meine Person neige ich eher der älteren Ansicht DOFLEIN's (2) über die Entstehung der undulierenden Membran zu, da dessen Anschauung, wie später auseinandergesetzt wird, mit den Verhältnissen bei *Trypanoplasma helicis* besser zusammenstimmt.

Trotzdem man meist einen getrennten Anfang der Geißeln nicht beobachten kann, so nehme ich denselben doch an auf Grund der Erscheinungen, die während der Neubildung der einen Geißel bei der Längsteilung zutage treten. Grade bei Fortpflanzungsstadien ist die doppelte Geißelursprungsstelle deswegen leicht zu erkennen, weil die Insertionspunkte auseinander rücken. Beide Geißeln verlaufen anfangs parallel oder die Saumgeißel tritt unter einem spitzen Winkel an sie heran (Fig. 1—5 und 7). Eine erstreckt sich nun gerade nach der Körperspitze zu, um alsbald frei zu werden, während die andere nach hinten umbiegt, um, den Rand der undulierenden Membran bildend, fast den ganzen Körper entlang zu verlaufen und dann ebenfalls frei zu enden (Fig. 1 und folgende). Die hintere Körperspitze ist frei von der undulierenden Membran. Die vordere Geißel verhält sich in bezug auf ihre Länge proportional dem übrigen Zellkörper. Sie mißt etwa $^2/_3$ der ganzen Länge. Das freie Ende der Saumgeißel ist dagegen, was seine Länge anbetrifft, starken Schwankungen unterworfen. Meist ist die vordere Geißel kräftiger als die hintere. Dickenunterschiede treten in ihrem ganzen Verlaufe nicht auf. Die Geißeln bestehen aus stark lichtbrechender Substanz. Mit Azur-Eosin färben sie sich in günstigen Fällen intensiv rot.

Die undulierende Membram ist an lebenden Tieren nur schwer

zu erkennen. Sie besteht aus einer dünnen Lamelle von durchsichtiger einschlußfreier Substanz. Ihre Grenze gegen das übrige Plasma ist nur schwer festzustellen. Ihre Verbindung mit der Saumgeißel ist eine sehr zarte, weshalb sie bei der Konservierung leicht durchreißt.

Die vordere freie Geißel umsäumt auch eine Plasmapartie (Fig. 1—3), die meist ganz homogen erscheint. Sie ist, da die Geißel während der Bewegung nach hinten umgeschlagen wird, stark gekrümmt. Es handelt sich hier um eine leicht bewegliche Plasmamasse, die der Geißelbewegung keinen Widerstand entgegensetzt. Sie scheint dem *Trypanoplasma helicis* eigentümlich zu sein, denn bei anderen Trypanoplasmen endet die Geißel sofort frei, während sie hier mitunter 3—4 μ im Zellkörper verläuft.

Eine große Rolle spielen bei den Trypanosomen nach den Angaben der Autoren die Myoneme die oft in konstanter Anzahl den Körper durchziehen sollen (26, 23, 7). Die Existenz solcher Muskelfibrillen ist für *Trypanoplasma helicis* nur schwer nachzuweisen, da ähnliche Bildungen sich nur an sehr stark gefärbten Exemplaren nachweisen lassen. Die Gefahr einer Verwechslung ist hierbei zu groß, als daß ich mich verleiten ließe, bestimmte Angaben über diesen Punkt zu machen. Wahrscheinlich geht eine starke Fibrille von dem Blepharoplasten aus und durchzieht den ganzen Körper bis zu seinem hinteren Ende.

Bewegungsphysiologie.

Beim Schwimmen ist die freie vordere Geißel nach hinten umgeschlagen. Sie führt schraubenförmige Bewegungen aus und schlägt von Zeit zu Zeit auch in derselben Ebene hin und her. Letztere Art der Bewegung erfolgt besonders dann, wenn dem Flagellaten sich Hindernisse in den Weg stellen. Durch mehrfaches Anschlagen bekommen dann die Tiere eine andere Bewegungsrichtung. Die undulierende Membran führt dauernd Wellenbewegungen aus, die über die ganze Membran hinweglaufen. Sie werden hervorgerufen durch die Saumgeißel, die die ansitzende Plasmalamelle mit sich hin und hernimmt. Die Bewegung der Saumgeißel pflanzt sich auf das freie Ende fort. Bei der lebhaften Bewegung der Geißeln müßte der ganze Zellkörper eigentlich andauernd seine Gestalt ändern, wenn nicht die eigentümliche Anordnung des Plasmas dies verhinderte. Die Partien, die von der undulierenden Membran abgewendet sind, besitzen größeren Plasmagehalt. Hingegen sind die

von der Geißel und Saumgeißel in Mitleidenschaft gezogenen Partien arm an plasmatischer Substanz. Dadurch erst können Geißel und undulierende Membran als Bewegungsorgane dienen. Die plasmareichen Partien geben dem ganzen Körper eine gewisse Festigkeit während die übrigen Partien den Bewegungsorganen geringen Widerstand leisten.

Die lebhaften Gestaltsänderungen, deren die Trypanoplasmen fähig sind, hat schon Leydy ausführlich beschrieben (15): Its varied form and movements are curious to observe; at one moment globular, then oval; ovate, fusiform, sigmoid, crescentic, it appears as if it would outvie the kaleidoscope in its changes. The motions are vibratile, rotary, with a lateral progression, or whirling in circles like the insect Gyrinus. Auf den ersten Blick erscheint es kaum wahrscheinlich, daß jene verknäuelten, dann wieder schraubenförmig gewundenen Massen, dieselben schlanken Trypanoplasmen darstellen, wie man sie gewöhnlich antrifft. Unbewegliche, leblose, kreisrunde Scheiben werden plötzlich zu typischen Trypanoplasmen. Vgl. Keysselitz (7). Meist lassen solche Formen zuerst an dem Ende der Saumgeißel Bewegung erkennen. Dann folgt langsam die undulierende Membran, zuletzt die freie Geißel. Diese bildet in der Hauptsache wohl den Steuerapparat. Ich möchte sie, da ihr unteres Ende schraubenförmige Bewegungen ausführt, mit der beweglichen Welle samt Schraube der primitiven Motorboote vergleichen, bei denen an Stelle des Steuers der ganze Motor mit Schraube gedreht wird.

Außer dieser Art der Fortbewegung, die durch Geißel und undulierende Membran hervorgerufen ist, können die Trypanoplasmen auch durch Kontraktion und plötzliches Hervorschwellen nach einer Seite ihre Lage ändern. Auch eine amöboide Bewegung kommt mitunter vor. Eine Körperhälfte kann völlig kontrahiert erscheinen, während die andere das Aussehen eines typischen Trypanoplasma besizt. Die Wellenbewegungen der undulierenden Membran sind in der Körpermitte am kräftigsten, während sie nach hinten zu abnehmen. Bei der Ortsveränderung im hindernisfreien Medium rotiert der Körper um seine eigene Achse. Ich möchte an dieser Stelle nicht verfehlen auf die entsprechenden Beobachtungen von Keysselitz (7) hinzuweisen, die den meinigen in vieler Hinsicht ähnlich sind.

Nach Keysselitz (7) kommt die Gradstreckung des Trypanoplasmenkörpers durch die Streckung der Saumgeißel zustande. Die Geißel ist also der Antagonist der Muskelfibrille. Meine eigenen Beobachtungen bestätigen diese Ansicht.

Kernstruktur.

Wie schon früher erwähnt wurde, stellt der Kern in lebenden Tieren ein rundliches oder ovales Bläschen dar. Einzelheiten einer inneren Struktur läßt dieses nicht erkennen. Um so verschiedenartiger sind die Bilder, die man durch gefärbte Präparate erhält. Man hat sich bemüht, für die einzelnen Trypanosomenspezies einen Normaltypus des Kernes festzustellen (26, 7, 23), indem man als besonderes Charakteristikum die 8-Zahl der Chromosome bezeichnete und daraus dann weitgehende Schlüsse zog. In ähnlicher Weise hat Keysselitz (7) auch für *Trypanoplasma borreli* eine Kernform beschrieben, bei der 8 Chromatinstäbe radiär um einen Binnenkörper angeordnet sind. Eine ganz ähnliche Erscheinung konnte ich auch bei *Trypanoplasma helicis* beobachten, und zwar bei geißellosen ookinetenartigen Formen. Es wäre dies also in bezug auf das Vorkommen eine Analogie mit den Verhältnissen bei *Haemoproteus noctuae*. Ein fundamentaler Unterschied ist aber insofern vorhanden, als es sich hier bei *Trypanoplasma helicis* um 5 Chromatinstäbchen handelt (Fig. 9—12, 16, 21, 43). Relativ häufig findet man Kerne, in deren Mitte 5 Chromatinkörnchen liegen, die durch stark färbbare Fäden zu einem Ringe verbunden sind (Fig. 9, 10). Seltener gehen von diesen Körnchen nach außen radiär gestellte Fäden. Der zentrale Chromatinring erscheint dann wie an der Kernperipherie aufgehängt. (Fig. 12). Die Berührungspunkte der radiären Fäden mit der Kernperipherie erscheinen mitunter verdickt (Fig. 7), und zwar derart, daß sie zusammen mit den entsprechenden zentralen Körnchen das Bild einer Hantel abgeben (Fig. 16). Keysselitz (7), der Ähnliches bei *Trypanoplasma borreli* fand, sprach diese Gebilde als Chromosome an, indem er sich auf die Verhältnisse bei der Fortpflanzung stützt. Für meinen Fall kann die Bezeichnung „Chromosom“ nicht in Betracht kommen, denn sie spielen bei der Fortpflanzung keine Rolle. „Diese offenbar nur auf gewissen Entwicklungsstadien nicht aber dauernd individualisierten Chromosome können sich vielmehr allem Anschein nach auflösen und so zur Entstehung einer größeren Anzahl Chromatinkörner führen“ (Lühe (19)). Diese Ansicht, die sich auf die Untersuchungen von Prowazek (23) über *Trypanosoma lewisi* bezieht, glaube ich durch die Befunde bei *Trypanoplasma helicis* bestätigen zu können. Die Bezeichnung „Chromosom“ muß dagegen hier fallen gelassen werden. Man vergleiche hierzu die Ausführung von Salvin-Moore und A. Breinl (pag. 466 und folgende), die das Vorhandensein von Chromosomen für *Trypanosoma lewisi* (Prowazek 23)

und andere Trypanosomen in Abrede stellen. Bei *Trypanoplasma helicis* beträgt die Zahl der radiär verlaufenden Fäden meist 6 und mehr (Fig. 10—12, 43). Formen, wie sie etwa Fig. 10 zeigt, bilden vielleicht einen Übergang zu Kernen wie in (Fig. 7). Hier hat sich auch die Zahl der zentral gelegenen Körnchen vermehrt und die ringförmige Anordnung ist teilweise aufgegeben. Setzt sich dieser Vorgang weiter fort, so erhält man schließlich das Bild eines gleichmäßigen Maschenwerkes (Fig. 34), an dessen Knoten die Chromatinpartikelchen gelagert sind. Steigert sich die Anzahl der Maschen ins ungemessene, so entstehen Kerne mit staubförmig verteiltem Chromatin, wie sie in den meisten Fällen zu beobachten sind (vgl. die Figuren). Ein besonderer Innenkörper, der dem bei Trypanosomen häufig, wenn auch nicht immer gefundenen Caryosom entspräche, ist bei *Trypanoplasma helicis* nicht vorhanden. Wohl zeigen Präparate, die mit Eisenhämatoxylin behandelt wurden mitunter im Zentrum einen großen intensiv gefärbten Körper, von dem aus Strahlen nach der Peripherie gehen. Bei der Behandlung mit Azur-Eosin liegt an der entsprechenden Stelle der zentrale Chromatinring mit dem von ihm eingeschlossenen hellrot färbbaren Kreise (Fig 9). Die Ursache für diese Verschiedenartigkeit liegt sehr wahrscheinlich in der Färbemethode begründet. Auf keinen Fall kann es sich aber um ein Caryosom handeln, das dem bei Trypanosomen gefundenen analog sei, denn diese färben sich bekanntlich immer intensiver als ihre Umgebung.

Der Kern ist gegen das Zellplasma durch eine ziemlich kräftige Membran abgegrenzt. Diese färbt sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz, so daß sie die innere Struktur der so behandelten Kerne verdeckt. Nach Anwendung der Giemsa'schen Methode erscheint sie rötlich durchscheinend. Auf Schnitten erkennt man sie als einen kräftigen Ring um den Kern.

Verschiedene Formen des *Trypanoplasma helicis*.

a) Formen mit wohlausgebildetem Kern und Blepharoplasten.

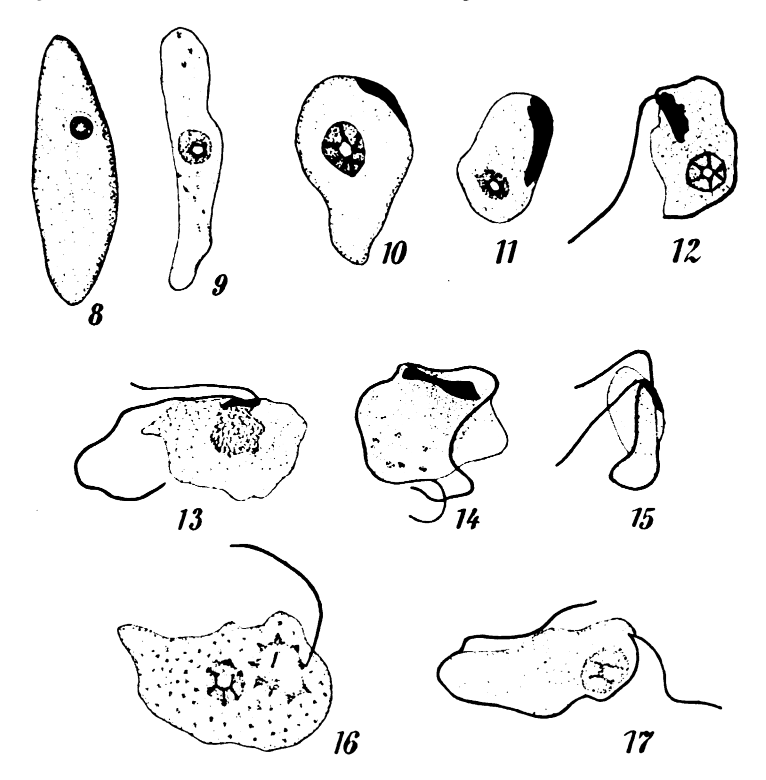
Über diesen Typus kann ich mich kurz fassen. Für ihn gilt im wesentlichen alles das, was bisher in bezug auf die Morphologie

erörtert wurde. Sein Hauptmerkmal ist die Doppelkernigkeit. An dieser Stelle will ich nur noch etwas näher auf die Größenunterschiede und die damit in Zusammenhang stehenden Verschiedenheiten eingehen. Sehr lange Tiere, deren Körper 25 μ und noch mehr mißt, finden sich immer vereinzelt zwischen kleineren Exemplaren. Zahlreich treten sie während der Begattungszeit der Wirtstiere auf. Sie kommen wahrscheinlieh durch langes Wachstum ohne Teilung zustande, wovon nicht zum geringsten der gute Ernährungszustand des Wirtes die Ursache ist. Die kleinen Formen sind wahrscheinlich aus ihnen durch sukzessive Teilungen hervorgegangen. Diese großen Trypanoplasmen (Fig. 41—43 gehören hierher) färben sich meist mehr rötlich, als es sonst zu geschehen pflegt. Ihr Körper ist auch stärker abgeplattet. Kontrahierte Formen erscheinen kreisrund (Fig. 43). Der Blepharoplast besitzt entsprechenden großen Umfang. Er ist oft keulenförmig gestaltet, doch häufig an beiden Enden auch verdickt (Fig. 41, 42). Ebenso wie der Blepharoplast besitzt auch der Kern eine größere Ausdehnung wie gewöhnlich. Er schmiegt sich dem Geißelkern nicht so eng an (Fig 41, 43). Die Chromatinteilchen sind gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt. Mitunter sind Verbindungsfasern vorhanden (Fig. 43). Allein auf Grund der verschiedenen Größe des Blepharoplasten und Kernes sowie des ganzen Zelleibes einen Unterschied in der physiologischen Bedeutung konstruieren zu wollen, ist unstatthaft. Zu einer solchen Unterscheidung sind noch weitere Merkmale notwendig, zumal, da zwischen den großen und kleinen Formen oft alle Übergänge vorhanden sind (vgl. (24) pag. 451). Daher rechne ich die großen Formen einfach zur Gruppe der gewöhnlichen Trypanoplasmen.

In bezug auf die Figuren möchte hier der Einwand gemacht werden, daß die beschriebenen Abweichungen gegenüber dem früher Erwähnten durch Kontraktions- und Zerrungserscheinungen bedingt seien. Jedoch ist dies nicht sehr wahrscheinlich, zumal, da die abgeplatteten Formen meist an den dünnsten Stellen der Präparate liegen, wo die Osmiumdämpfe am intensivsten einwirken mußten. Ich möchte eher glauben, daß diese Art Trypanoplasmen eine größere Empfindlichkeit gegen äußere Reize besitzt. Im übrigen erinnert ihr Verhalten gegen Farbstoffe, das Auftreten von Vakuolen beim Konservieren an die von Keysselitz (pag. 45) in Fig. 67—70 abgebildeten Formen, so daß ich annehme, daß es sich um entsprechende Stadien handelt, zumal der Zusammenhang jener Formen von *Trypanoplasma borreli* mit den Conjugationsstadien keineswegs geklärt ist.

b) Geißellose Formen mit und ohne Blepharoplast.

Formen dieser Art fanden sich zu Beginn des Winters, also dann, wenn der Winterschlaf der Schnecke begann. Fig. 8 zeigt uns ein nach dem Leben gezeichnetes Trypanoplasma aus dieser Zeit. Seine Länge beträgt ohne Geißel 17 μ. Es besitzt keinerlei Bewegungsorgane. In der vorderen Hälfte liegt ein im Leben stark lichtbrechendes Bläschen. Um dasselbe zieht sich eine helle Zone. Das grünlich schimmernde Plasma zeigt deutlich Wabenstruktur.



Das Bläschen erscheint homogen ohne besondere Struktur. Formen dieser Art fanden sich nicht selten. Ihrem äußeren Habitus nach besitzen sie viel mehr Ähnlichkeit mit einem Coccidium als mit einem Trypanoplasma. Für ihren Kern ist das zentrale Chromatinfünfeck charakteristisch, dessen Fläche aus einer hellen färbbaren Substanz besteht. Der Blepharoplast ist nicht mehr vorhanden. Er wurde jedenfalls vom Plasma aufgelöst und resorbiert. Fig. 9 enthält einige Granulationen, die sich als die Reste des aufgelösten Ble-

pharoplasten ansprechen lassen. Meiner Ansicht nach geht dieser Vorgang folgendermaßen vonstatten. Trypanoplasmen von gewöhnlichem Bau (Fig. 12) bilden zuerst das freie Ende der Saumgeißel zurück. Ihr Geißelkern nimmt an Größe zu und erscheint stark gefärbt. Schließlich findet man Blepharoplasten, die hinsichtlich ihrer Größe in keinem rechten Verhältnis zur Zelle mehr stehen (Fig. 11). Dieser Vorgang ist wohl als Quellung aufzufassen. Die Geißel und undulierende Membran wird unterdessen ebenfalls rückgebildet. Der verquollene Geißelkern zerfällt, indem das Plasma ihn gewissermaßen aufsaugt (Fig. 16). Seine Reste liegen alsdann im Plasma verteilt, um schließlich zu verschwinden (Fig. 9). Diese Rückbildung kann sich übrigens auch abspielen, ohne daß die Bewegungsorgane verschwinden müssen. Ein solcher Fall findet sich in Figur 17.

Die Rückbildung und das Verschwinden des Blepharoplasten habe ich an lebenden Tieren nicht beobachten können. Ich vermag daher nicht anzugeben, in welcher Reihenfolge sich der Prozeß abspielte. Denn ebensogut, wie man eine Rückbildung annimmt, kann man aus dem gegebenen Material eine Neubildung des Blepharoplasten etwa aus dem im Plasma verteilten Chromatin konstruieren, also die Rückbildung eines Kernes aus einem Chromidium (vgl. Fig. 16). Die blepharoplastlosen Formen stehen keineswegs ohne Analogie in der Trypanosomenforschung da. Sie entsprechen ihrer Kernbeschaffenheit nach den weiblichen Trypanosomen, wie sie bei *Trypanosoma noctuae* von Schaudinn beschrieben wurden (26), noch besser aber den rückgebildeten weiblichen Formen (ich benutze hier die Bezeichnungen von Lühe (19) pag. 158). Gleich diesen weiblichen Formen haben sie neben dem Blepharoplasten auch den Geißelapparat eingebüßt. Was aus den soeben beschriebenen Formen wird, weiß ich nicht. Da sie zu Beginn des Winterschlafes des Wirtstieres auftreten, könnte man an Dauerformen denken. Bei *Trypanosoma noctuae* treten die rückgebildeten Weibchen bekanntlich dann auf, wenn die Mücke hungert. Bei erneuter Nahrungszufuhr spielt sich alsdann ein von Schaudinn Parthenogenesis genannter Vorgang ab, nach deren Verlauf eine starke Vermehrungsperiode einsetzt. Vielleicht haben die für *Trypanoplasma helicis* beschriebenen Formen eine ähnliche Bedeutung.

c) Formen mit rückgebildetem Kern.

Als dritten Typus möchte ich die Formen anreihen, bei denen nicht der Blepharoplast, sondern der Hauptkern eine Umbildung erlitten hat. Im Hochsommer fanden sich derartig veränderte Trypano-

plasmen oft in großen Mengen (Fig. 13—15). Es lassen sich alle Übergänge von einem Kern mit ganz fein verteiltem Chromatin (Fig. 13) bis zu einer chromidienartigen Auflösung (Fig. 14—15) beobachten. Eine völlige Auflösung des Kernes, derart, daß nichts mehr von ihm zu erkennen wäre, tritt nicht ein. Es bleibt immer die Stelle, wo er lag, durch fein verteiltes Chromatin gerade noch angedeutet. Das abgegebene Chromatin wird vom Plasma in sich aufgenommen. Beide Geißeln und die undulierende Membran bleiben unverändert erhalten. Mehr vermag ich über die Morphologie dieser Formen nicht auszusagen. Sie waren mir anfangs bei meinen Untersuchungen entgangen, so daß ich lebende Exemplare keiner genaueren Betrachtung unterzog.

Die Rückbildung des Hauptkernes ist an sich recht auf fallend. Aber ich erinnere daran, daß z. B. Schaudinn etwas ganz Analoges für *Trypanosoma noctuae* (26) beschrieb. Hier erleidet bei der Ausdifferenzierung der männlichen Formen aus dem Ookineten der Kern ebenfalls eine völlige Rückbildung. Kern und Blepharoplast der männlichen Trypanosomen sind allein aus dem Blepharoplastteile des Ookinetenkerns hervorgegangen. Ähnliche Erscheinungen bei *Herpetomonas muscae-domesticae* und *Trypanosoma lewisi* hat Prowazek dazu benutzt, den männlichen Charakter der betreffenden Formen zu begründen (22, 23). Da mir die unbedingt notwendige Beobachtung der Copulation fehlt, so vermag ich nicht zu sagen, ob die fraglichen Formen tatsächlich männliche Trypanoplasmen sind. Die Beschaffenheit des Kernapparates, ebenso ein rein äußerlicher Grund, nämlich ihre durchweg sehr geringe Körpergröße und die Zeit ihres Auftretens im Hochsommer, spricht dafür. Man müßte dann annehmen, daß durch Teilung der Blepharoplast den Zellkern aus sich hervorgehen läßt. Die erwähnten Formen erscheinen nach der Copulation der Schnecke und es könnten vielleicht in dem neuen Wirt nach der Copulation der Trypanoplasmen eine intensive Vermehrung einsetzen.

Ehe ich mich der Beschreibung der Fortpflanzung zuwende, möchte ich vorerst einige Bemerkungen über die Schwierigkeit, die sich der Beobachtung in dieser Beziehung bietet, voraussenden. Bei *Trypanoplasma helicis* dürfte sich kein Zwischenwirt vorfinden. Wenigstens scheint er, wie später noch gezeigt werden soll, für eine Übertragung von Wirt zu Wirt nicht erforderlich zu sein. Alle Entwicklungsstadien werden also in demselben Tiere durchlaufen und, da sie mit den gewöhnlichen Formen vermischt vorkommen, so dürften kleine Unterschiede zwischen einzelnen Formen nur schwer zu finden sein.

Nur die Extreme fallen dem Beobachter in die Augen. Ihr Zusammenhang mit den unveränderten Formen läßt sich, da die Trypanoplasmen für Untersuchungen in lebendem Zustande kein geeignetes Okjekt sind, nur vermutungsweise feststellen. Es fanden sich mancherlei Formen, von denen ich drei beschrieben habe. Neben diesen erhielt ich Bilder, die das Vorkommen einer Copulation mit gleichzeitiger Reduktion wahrscheinlich machen. Ich gehe absichtlich auf diese Verhältnisse nicht näher ein aus dem schon mehrfach erwähnten Grunde, nämlich weil mir die Kontrolle aller dieser Vorgänge am lebenden Objekten fehlt. Deswegen konstruierte ich auch keinen Entwicklungscyklus. Das Vorhandensein eines Generations- und Wirtswechsels bei *Trypanosoma noctuae* macht mir das Vorhandensein eines ebensolchen Vorganges bei *Trypanoplasma helicis* noch nicht wahrscheinlich. An dieser Stelle verweise ich wiederum auf die oben erwähnte Arbeit von Salvin-Moore u. Breinl, deren Grundgedanken in gewissem Sinne in die Worte ausklingt: „We have found that the often asserted existence of these three types in the blood, a suggestion orginating chiefly from Schaudinn, is totally misleading.“ Solange nicht eine wirkliche Serie von Beobachtungen am lebenden Tiere vorliegt, soll man sich hüten, einen Entwicklungscyklus zu konstruieren.

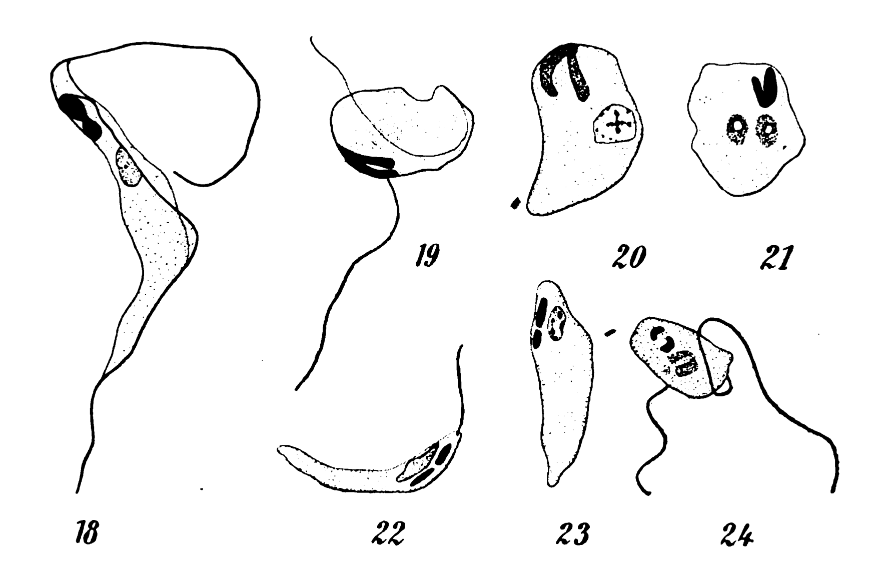
Längsteilung.

Am lebenden Objekt konnte ich diesen Vorgang nicht beobachten. Auch auf Ausstrichen sind Teilungsstadien ziemlich selten. Es zeigte sich ein Unterschied je nach der Art der Formen, bei denen die Teilung stattfand. Auffällig ist, daß sich in bezug auf die Zeitfolgen der einzelnen Vorgänge nichts Genaues sagen läßt. Die Verdopplung des Blepharoplasten kann der des Kernes vorauseilen und umgekehrt. Beide können sich auch gleichzeitig teilen. Die Zellteilung aber tritt erst dann ein, wenn Kern und Blepharoplast sich geteilt haben und die Geißeln neugebildet sind. Ebensolche Unregelmäßigkeiten wurden auch von Keysselitz (7) beobachtet und für Trypanosomen sind die gleichen Verhältnisse angegeben worden (vgl. Lühe (19).

a) Blepharoplastteilung.

Während dieses Vorganges läßt sich an dem Geißelkern keine feinere Struktur erkennen. Die Teilung ist, wie aus den Figuren

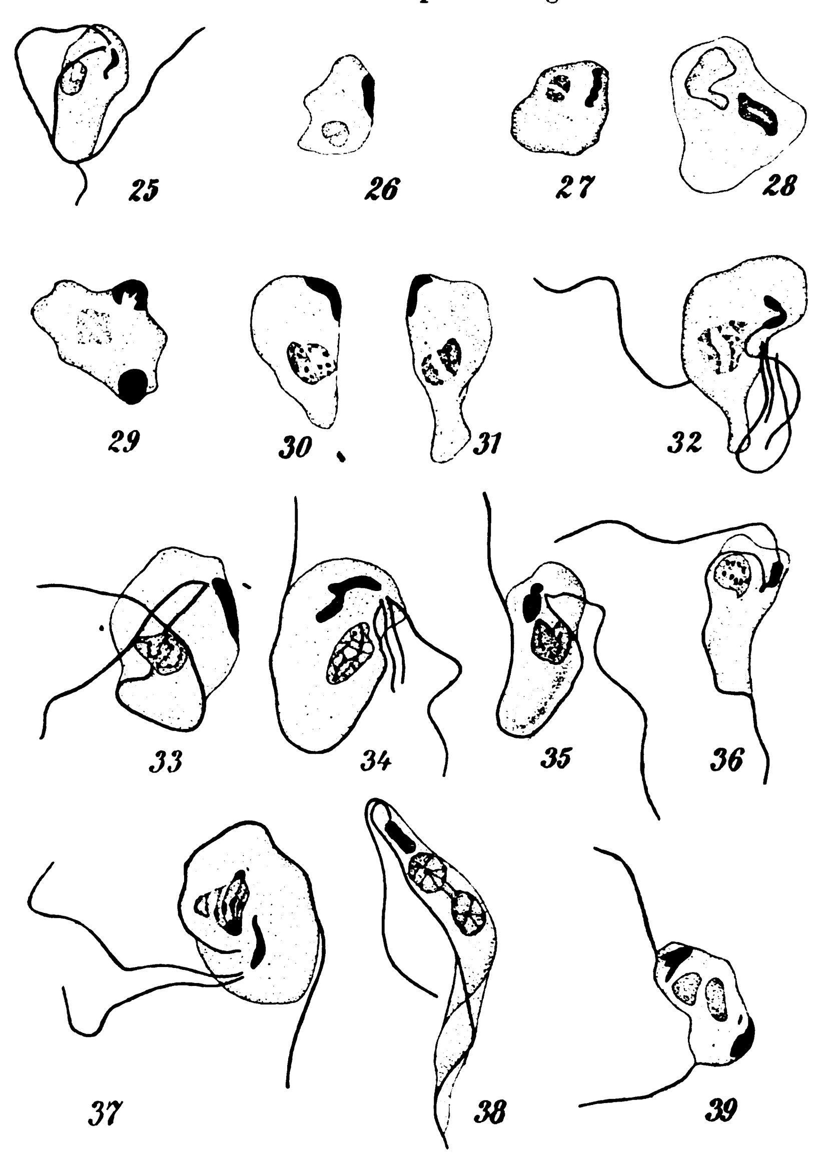
ersichtlich, eine einfache Längsspaltung (Fig. 19, 20, 21, 24). Die Trennung der beiden Hälften beginnt am hinteren Ende, um, allmählich nach vorn fortschreitend, die völlige Durchschnürung zu vollenden (Fig. 24). Zu den Figuren möchte ich hier gleich bemerken, daß da, wo im gefärbten Präparat die Geißeln nicht zu erkennen waren, sie auch nicht eingezeichnet oder angedeutet wurden. Daß sie vorhanden waren, das lehrten die lebend beobachteten Trypanoplasmen. Neben der Längsteilung des Geißelkernes scheint auch noch eine Querteilung vorzukommen, wie sie in Fig. 18 eingeleitet ist. Der Endeffekt ist in diesem Falle derselbe wie oben. Eine feinere Struktur ist auch hier nicht sichtbar.



Keysselitz (71) beschreibt für *Trypanoplasma borreli* nur eine Querteilung des Blepharoplasten. Léger (14) spricht nur von einer Teilung und meint wohl ebenfalls Querteilung. Dem gegenüber möchte ich das Vorkommen der Längsteilung für *Trypanoplasma helicis* betonen. Abbildungen, wie sie Fig. 22 und 23 bieten, können das Resultat einer Querteilung aber auch das einer Längsteilung darstellen, bei der die Teilprodukte hintereinander gerückt sind. Hingegen beweisen Fig. 19—21 und 24 klar die Längsteilung des Blepharoplasten. Während alle übrigen Figuren nur einen Kern erkennen lassen, ist er in Fig. 21 dem Geißelkerne in der Teilung vorangeeilt.

b) Kernteilung.

Bei diesem Vorgang handelt es sich um eine Amitose, die durch das Fehlen eines Innenkörpers bedingt ist. Das Chromatin



des Kernes, der sich zur Teilung anschickt, ist fein verteilt, oder aber in der schwächer gefärbten Grundsubstanz lagern einzelne

größere Chromatinteilchen. Nun findet eine Trennung der chromatischen Elemente in folgender Weise statt. Der Kern dehnt sich etwas in der Richtung quer zur Längsachse. Dann wandert das Chromatin nach entgegengesetzten Polen. Dieses Auseinanderrücken kann von der Peripherie her (Fig. 24, 25, 26, 30) oder aber im zentralen Teil beginnen (Fig. 28, 31). Im ersten Falle tritt gewissermaßen eine Querteilung auf. Im zweiten bildet sich im Mittelpunkt des Kernes ein Spalt, der an Länge zunimmt, bis er die Peripherie erreicht (Fig. 27, 28, 29, 30, 31). Diese Art der Kernteilung besteht also in einem einfachen, wenn auch etwas modifizierten, Durchschnüren des Mutterkernes nach Art der einfachsten Protozoenkernteilung. Die Methode ist dieselbe, einerlei ob der ursprüngliche Kern nur aus fein verteilten Chromatinelementen bestand oder aber ob in ihm größere Partikel von färbbarer Substanz durch Fäden und Maschenwerk miteinander verbunden sind (Fig. 30—32). Durch das Fehlen des Caryosoms ist also die Kernteilung eine reine Amitose.

Neuerdings faßt man auch die Trypanosomenkernteilung als Amitose auf und bestreitet das Vorkommen der von PROWAZEK angegebenen Chromosome. (Vergleiche die diesbezüglichen Angaben SALVIN-MOORE und BREINL (24). Diese Art Kernteilung ist nur durch die Gegenwart des Caryosoms etwas kompliziert. Bei Trypanoplasmen (KEYSSELITZ) und Trypanosomen (PROWAZEK und andere) fehlt das Caryosom zwar meistens (vgl. Lühe (19). Aber während der Kernteilung soll es nach Angaben der Autoren den Kern gewissermaßen in zwei Hälften zerstemmen (SCHAUDINN (25)).

Eine Amitose so einfacher Art, wie ich sie bei *Trypanoplasma helicis* beobachtete, ist meines Wissens für Trypanosomen und Trypanoplasmen bisher nicht beschrieben worden. Dagegen glaubte ich in Abbildungen von KEYSSELITZ (7) (Fig. 60, 144 und 145) auch eine reine Amitose zu erkennen. Diese Figuren zeigen kein Caryosom. In Fig. 66 soll es sich um eine Befruchtungsspindel handeln. Die Zeichnung kann aber ebensogut eine einfache Kernteilung darstellen wenn es sich in dem fraglichen Falle nicht zweifellos um ein Copulationsstadium handelt.

Neben der beschriebenen Amitose scheint bei *Trypanoplasma helicis* noch eine andere kompliziertere Art der Kernteilung vorzukommen. Diese Vermutung wurde durch den in Fig. 38 abgebildeten Fall wachgerufen. Trotz langem intensiven Suchen konnte ich keine weiteren Stadien finden, die in direktem Zusammenhang mit dem erwähnten Falle stehen. Ich deute Fig. 38 in dem Sinne, daß man hier das Ende einer mitosenartigen Teilung vor sich hat. Die aus ihr hervor-

gegangenen Tochterkerne sind noch durch Lininfasern verbunden, haben aber schon einen selbständigen Aufbau insofern erlangt, als das Chromatin peripher angeordnet ist, und im Zentrum des Kernes ein deutlicher Innenkörper erkennbar ist. In gewisser Hinsicht stimmt diese Figur, abgesehen von der Faserstruktur, überein mit Befunden, wo eine typische Zerstemmung durch Caryosome beschrieben wurde (vgl. etwa (24) Fig. 48). Im Laufe meiner Untersuchung fand ich eine ganze Reihe von Erscheinungen, die eventuell mit dem beschriebenen Teilungsstadium in Verbindung zu bringen sind (Fig. 33—37). Hierher glaube ich die eigenartige bandförmige Anordnung des Chromatins in Fig. 33 rechnen zu dürfen. Fig. 34 zeigt eine ausgeprägte Faserstruktur des Kernes, die aber insofern nicht ganz einheitlich ist, als eine starke Faser den Kern in Richtung der großen Achse durchläuft. Es handelt sich hierbei um ein Trypanoplasma, das sich sicher zur Teilung anschickt, so daß man die eigenartige Anordnung des Chromatins wohl in Zusammenhang mit der Fortpflanzung bringen kann. Weiter gehören hierher Fälle, wie sie in Fig. 35 und 36 abgebildet sind. Besonders aus Fig. 36 geht zweifellos hervor, daß das Chromatin sich gruppenweise angeordnet hat. Es sind geradezu zwei Platten entstanden. Lininfasern konnte ich in diesem Objekte nicht nachweisen. Da der Kern schon ohnehin stark gefärbt war, so wurden sie vielleicht deshalb nicht erkannt. Klar und deutlich hingegen trat eine Faserstruktur auf dem in Fig. 37 abgebildeten Objekte entgegen. Dieses Bild, das das lebhafteste Interesse erweckte, ist mehrmals umgedeutet worden, so daß es immerhin nicht von der Hand zu weisen ist, daß bei der Zeichnung ein wenig konstruiert wurde. Aber es bleibt die Tatsache bestehen, daß das Chromatin in der Art einer Äquatorialplatte angeordnet ist. Trypanoplasmen, wie sie Fig. 36 darstellt, finden sich gar nicht allzuselten. Bei der Beurteilung solcher Erscheinungen muß man aber die größte Vorsicht walten lassen. An vielen Täuschungen, die der Beobachter erleidet, ist zweifellos die Untersuchungsmethode schuld. Wenn auch vielleicht Salvin-Moore und Breinl etwas zu weit gehen, wenn sie behaupten, daß das Antrocknenlassen der Ausstriche „barbarisch“ sei, so muß doch ohne weiteres zugegeben werden, daß viele „Chromosome“ einfach auf Rechnung der Methode zu schreiben sind, besonders dann, wenn die Zahl solcher Chromatinpartikeln wechselt.

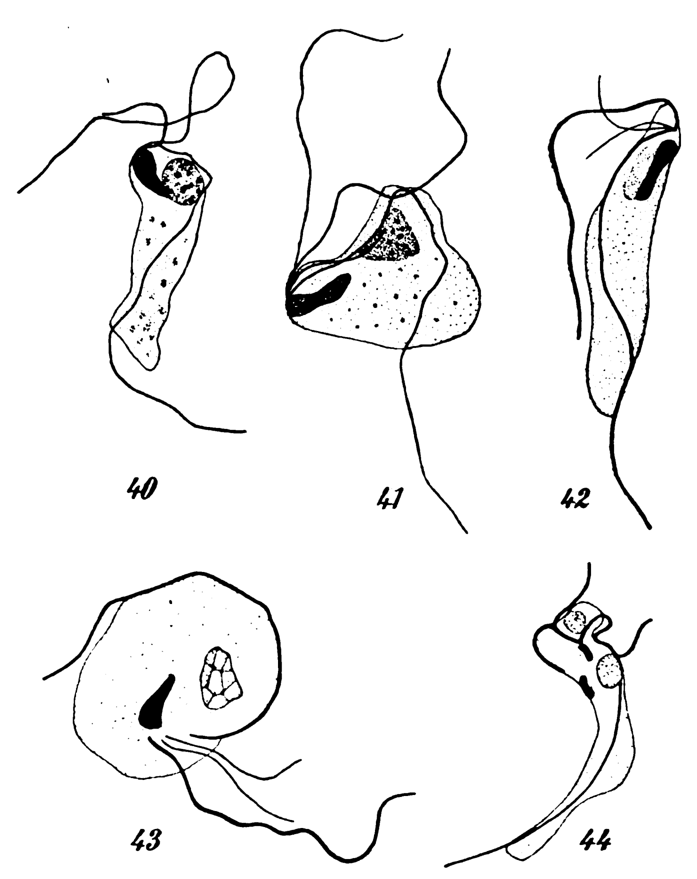
Zum Schlusse sei nochmals darauf hingewiesen, daß also infolge des Fehlens des Caryosoms die Kernteilung bei *Trypanoplasma helicis* sich für gewöhnlich als einfache Amitose abspielt. Hingegen zeigte

es sich, daß eine komplizierte Kernteilung neben der Amitose noch vorzukommen scheint.

Kerne und Blepharoplasten, die aus Teilungen hervorgegangen sind, können einige Zeit im Zellkörper verweilen, bis das Plasma sich zur Teilung anschickt (Fig. 39).

c) Bildung der neuen Geißeln.

Schaudinn hat bekanntlich (26) die Entstehung des Blepharoplasten aus dem Kern nachgewiesen. Durch weitere heteropole Teilung wird das Basalkorn der Geißel und undulierenden Membran ge-



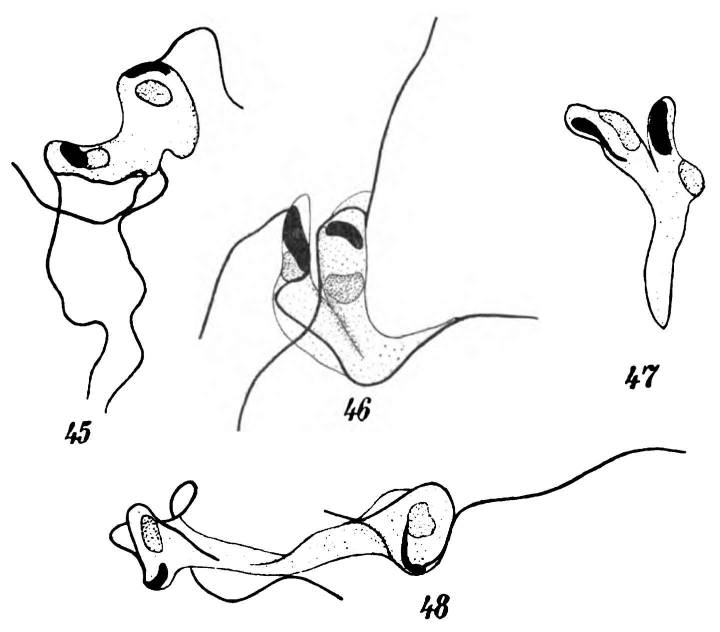
bildet, aus dem durch weitere Teilung dieselben hervorgehen. Die verdickte Zentralspindel der letzten Teilung wird zur undulierenden Membran. „Der Randfaden selber stellt die undulierende Membran

dar“ (Keysselitz 8) nicht etwa die Saumgeißel plus der Periplastlamelle. Die undulierende Membran stülpt den Periplasten als dünne Hülle vor sich her und auch das freie Ende ist außen mit einer dünnen Periplastschicht umgeben, wie ein Finger über den der Handschuh gezogen ist. Die undulierende Membran liegt also im Trypanosomenkörper darin, nicht außen daran. Soweit Schaudinn's Ansicht. Sie mag in gewisser Beziehung auch für Trypanoplasmen Geltung besitzen, nämlich insofern als ein Basalkorn vorhanden ist, aus dem die Geißel hervorgeht (34). Dahingegen wächst die undulierende Membran nicht unter der Periplastlamelle her. Im Gegensatz zu den Trypanosomen, wo die undulierende Membran bis zum Vorderende des Tieres unter der Periplastlamelle verbleibt, und diese dann vorwölbt, werden bei *Trypanoplasma helicis* schon ganz kurze Geißeln frei (Fig. 42, 43). Die undulierende Membran ist in diesem Falle nicht von der vorderen Geißel zu unterscheiden. Beide, Saumgeißel und vordere Geißel gehen wahrscheinlich aus der Ursprungsstelle der alten Saumgeißel und Geißel hervor (Fig. 34). Die vordere Geißel tritt alsbald aus dem Zellkörper heraus, während die Stelle, wo die Saumgeißel frei wird, immer mehr nach hinten verlegt werden muß (Fig. 41, 43, 46, 48). Die Geißel, die den Rand der undulierenden Membran bildet, ist also im wahrsten Sinne des Wortes eine Saumgeißel, die, gerade so wie es sich Doflein (2) vorstellte, mit dem Körper immer ein Stück verbunden bleibt. Fig. 46—48 zeigen den Vorgang der Geißelneubildung in verschiedenen Stufen. Vor allem beachte man die Längenunterschiede, die in Fig. 41 und 46 zwischen undulierender Membran oder Saumgeißel und der vorderen Geißel vorhanden sind. Beide Gebilde scheinen also verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit zu besitzen. In anderen Fällen (Fig. 37 und 40) ist schon eine Geißel neu gebildet, während die Saumgeißel noch fehlt.

d) Zellteilung.

Nachdem die für die neue Zelle notwendigen Teile entwickelt sind oder der Anlage nach vorhanden sind (Fig. 39, 44), rücken die Kerne und Blepharoplasten auseinander (Fig. 45). Dasselbe geschieht mit den Geißelursprungsstellen, die alsdann in die Nähe des Blepharoplasten verlagert werden. Dabei bildet sich die der alten undulierenden Membran (Fig. 34) zunächst gelegene Geißelanlage zur vorderen Geißel eines neuen Tieres aus, während die der ursprünglichen vorderen Geißel benachbarte zur undulierenden Membran des neuen Tieres wird. Dies geht mit Klarheit aus den Fig. 45, 46, 48 hervor.

Bei dem einen Trypanoplasma ist die Geißel, bei dem anderen die undulierende Membran kräftiger entwickelt. Der Zellkörper beginnt nun vom oberen Ende her sich durchzuteilen, wie es die Fig. 45—47



erkennen lassen, bis beide Tiere schließlich nur noch mit dem hinteren Körperende vereinigt sind (Fig. 48). An dieser Stelle erfolgt dann die völlige Trennung.

Übertragung.

Da *Trypanoplasma helicis* sich in den Geschlechtsgängen der Heliciden vorfindet, so lag es von vornherein nahe, die Übertragung in Beziehung zur Begattung des Wirtstieres zu bringen, um so mehr als Meisenheimer die Trypanoplasmen auf einem Ausstriche, der von dem Inhalt einer Spermatophore hergestellt war, in großen Mengen vorfand. Mir kam es nun darauf an, genau den Ort festzustellen, wo die Trypanoplasmen in oder an die Spermatophore gelangt waren. Ich benutzte anfangs nur konserviertes Material. Von einer ganzen Reihe von Spermatophoren, die während oder kurz nach der Begattung aus den copulierenden Schnecken herauspräpariert

waren, fertigte ich Schnittserien an, in der Hoffnung, Trypanoplasmen auf diese Weise nachweisen zu können. Allein, trotz wochenlangen angestrengten Bemühungen, wobei ich auch noch mit technischen Schwierigkeiten (geringe Färbbarkeit der Spermatophorensubstanz) zu kämpfen hatte, gelang es nicht, auch nur ein einziges Trypanoplasma mit Bestimmtheit aufzufinden. Deshalb stellte ich im nächsten Frühjahr nochmals Versuche mit frischem Material an. Diesmal mit dem schönsten Erfolge. Es stellte sich heraus, daß die Spermatophoren in allen ihren Teilen mit Ausnahme des Schwanzfadens Trypanoplasmen enthielten. Auf das sorgfältigste wurden alle die Fälle ausgeschaltet, bei denen etwa in dem begatteten Tier die Flagellaten in die Spermatophoren gelangt sein konnten. Und nun zeigte es sich, daß in weitaus den meisten Spermatophoren während der Hauptbegattungszeit Trypanoplasmen in mehr oder weniger großer Anzahl enthalten waren. Sie bewegten sich in den Rillen des vorderen Abschnittes frei herum, und in dem Samenpaket selber waren sie stellenweise manchmal relativ zahlreich. Ich betone stellenweise, denn sie waren keineswegs über den ganzen Inhalt des Samenpakets gleichmäßig verteilt. Es fand sich auch eine Erklärung für das Mißlingen der früheren Nachforschungen. Ließen sich auch zahlreiche Trypanoplasmen nachweisen, so waren sie doch auf einen großen Raum verteilt. In einem bestimmten Falle fanden sich in dem sog. Kopfabschnitt einer Spermatophore, also in einem Objekte von 0,7 cm Länge etwa 75 Trypanoplasmen, die natürlich im Leben leicht aufzufinden sind. Denkt man sich nun das betreffende Objekt in Schnitte von 5 μ Dicke zerlegt und nimmt noch an, daß auf den mm nur 100—150 Schnitte statt 200 entfallen, so entfallen auf 700—1000 Schnitte nur 15 Trypanoplasmen. Die Wahrscheinlichkeit, diese aufzufinden, ist dann gleich Null.

Der eigentliche Vorgang der Übertragung dürfte sich folgendermaßen abspielen. Die Trypanoplasmen wandern den Stiel des Receptaculums hinab und werden während der Bildung der Spermatophore zugleich mit den Spermatozoen von dem die Spermatophore bildenden Sekret des Flagellum umflossen und so eingeschlossen. Einfacher erklärt sich noch das Vorhandensein der Flagellaten in den vorderen Rillen. Die Tiere wurden beim Herabwandern am Ende des Stieles des Receptaculum von der frisch gebildeten Spermatophore ergriffen und in die Rillen des Vorderendes hineingepreßt. Mit der Spermatophore gelangen also vermutlich die Trypanoplasmen unmittelbar an ihren definitiven Aufenthaltsort und werden dann beim Auflösen der Spermatophore frei. Die Übertragung von Schnecke

zu Schnecke durch die Spermatophore ist also eine rein mechanische. Es würde zu weit führen, hier die anatomischen Verhältnisse der Geschlechtsorgane von *Helix pomatia* zu erörtern und die Möglichkeit der geschilderten Übertragungsweise zu beweisen. Genaueres über die Morphologie und Physiologie dieser Organe findet man bei Meisenheimer (20), auf dessen Untersuchungen meine hier gemachten Angaben basieren.

Durch die Untersuchungen von Schaudinn war es gewissermaßen zur Norm geworden, bei den Trypanosomen einen Zwischenwirt zu finden. So bemühte sich Prowazek (23) und andere, die Rattenlaus für die Übertragung von *Trypanosoma lewisi* verantwortlich zu machen, in deren Darm eine Entwicklung stattfinden soll. Auch für *Trypanosoma gambiense*, dem praktisch wichtigsten Trypanosoma, glaubte man in der *Glossina palpalis* einen Zwischenwirt gefunden zu haben. Aber neuere Untersuchungen machen es wahrscheinlich, daß es sich hier ebenfalls um eine rein mechanische Überimpfung durch Blut handelt. So behaupten Dutton, Todd und Hanington (3), daß nach 48 Stunden eine Infektion durch die Glossine nicht mehr möglich ist. Andererseits gelang es Salvin-Moore und Breinl (24) lange Zeit hindurch durch rein mechanische Überimpfung von Tier zu Tier *Trypanosoma gambiense* zu übertragen, ohne daß Degenerationserscheinungen auftraten. Auch für *Trypanosoma equiperdum* vermutet man aus bloßer Analogie einen Zwischenwirt. Sollte aber nicht *Trypanosoma noctuae* mit seiner komplizierten Entwicklung die Ausnahme bilden (vgl. (24) pag. 446)? Sollte es nicht möglich sein, daß sich der Geschlechtsvorgang in demselben Wirt abspielt?[1])

Bei *Trypanoplasma helicis* wird, wie ich bestimmt glaube, dieser Vorgang, falls er überhaupt stattfindet, im definitiven Wirt vonstatten gehen. Denn hier in der Schnecke finden sich alle Formen, die vermutlich geschlechtlich differenziert sind. Und zwar treten sie nach der

[1]) Bei Gelegenheit der Korrektur der vorstehenden Arbeit machte mich Herr Professor Korschelt auf den ihm soeben vom Verfasser zugegangenen Vortrag von F. Doflein aufmerksam (Probleme der Protistenkunde. I. Trypanosomen. Jena 1909). Meine obigen Ausführungen, die im Sommer vorigen Jahres niedergeschrieben sind und an denen nichts geändert wurde, stimmen mit den von Doflein ausgesprochenen Ansichten ziemlich überein, wie man sich überzeugen wird. Unerwähnt möchte ich auch nicht lassen, daß die von mir beschriebenen „geißellosen Formen mit und ohne Blepharoplast" sich sehr wohl als „Anpassungsformen" im Sinne Doflein's deuten lassen, welche durch schlechte Ernährung während des Winters verursacht sind, vorausgesetzt natürlich, daß man die schon lange bekannten Befunde von Novy und Mc. Neal nicht, wie es bisher meist geschah, als Anomalien betrachten will.



Begattungszeit auf, also zu einer Zeit, wo eine Neuinfektion stattgefunden haben kann. Während der Begattungszeit selber ließen sich nun die gewöhnlichen Trypanoplasmen nachweisen und zwar besonders die großen Formen, die früher beschrieben wurden. Sie werden neben den kleineren Trypanoplasmen übertragen, wie ich bestimmt nachweisen konnte, und sie sind es wohl, die durch sukzessive Längsteilung in dem neuen Wirt eine rasche Vermehrung besorgen. Eine Copulation mag dann später stattfinden.

Die geschilderte Übertragungsweise ist nicht nur die einfachste, sondern auch die zweckmäßigste, da so die Flagellaten am leichtesten und sichersten an ihren definitiven Wohnort gelangen.

Es kann noch hinzugefügt werden, daß die Übertragung bei *Tachea hortensis* vermutlich sich ähnlich abspielt wie bei *Helix pomatia*. Denn auch hier ließen sich Trypanoplasmen in der Spermatophore nachweisen.

Zum Schlusse möchte ich es nicht unterlassen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. E. Korschelt für die weitgehendste Unterstützung, die er mir während meiner Untersuchungen in reichem Maße zuteil werden ließ, meinen wärmsten Dank auszusprechen. In gleicher Weise fühle ich mich Herrn Prof. E. Meisenheimer und Dr. C. Tönniges gegenüber verpflichtet.

Marburg, Juli 1908.

Literaturverzeichnis.

1) Diesing, C. M.: Systema Helminthum. Vol. I. Vindobonae 1850.
2) Doflein, F.: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1901.
3) Dutton, Todd an Hanington: Trypanosome transmission experiments. Ann. Trop. Med. and Parasit. Vol. I No. 2 1907.
4) Hartmann, M.: Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.
5) Keferstein, W. u. Ehlers, E.: Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse von Helix pomatia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10 1860.
6) Keysselitz, G.: Über Trypanophis grobbeni. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.
7) —: Generations- und Wirtswechsel von Trypanoplasma borreli Laveran u. Mesnil. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906.
8) —: Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 1907.
9) Laveran, A. et Mesnil, F.: Sur les Flagellés à membrane ondulante des Poissons (genre Trypanosoma Gruby et Trypanoplasma n. gen.). C. R. Acad. Sci. Paris T. 133 No. 18 1901.



10) LAVERAN, A. et MESNIL, F.: Des Trypanosomes des Poissons. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.
11) —: Trypanosomes et Trypanosomiases. Paris 1904.
12) LÉGER, L.: Sur la morphologie du Trypanoplasma des Vairons. C. R. Acad. Sci. T. 138 No. 13 1904.
13) —: Trypanoplasma varium n. sp. C. R. Soc. d. Biol. T. 57 No. 30 1904.
14) —: Sur la présence d'un Trypanoplasma intestinal chez les Poissons. C. R. Soc. Biol. Paris T. 58 No. 11 1905.
15) LEIDY, J.: Description of a new genus and species of Entozoa. Proc. of the Acad. Nat. Sci. of Philadelphia Vol. III p. 100 1846.
16) —: Description of a new genus and species of Entozoa. Cryptobia helicis. Journ. of the Acad. Nat. Sci. of Philadelphia Vol. I Second Series p. 67 1847.
17) —: Corrections and Additions to former Papers on Helminthology published in the Proceedings of the Academy. Proc. of Nat. Sci. Vol. V 1850.
18) —: A Synopsis of Entozoa and some of their Ecto-longeners. Proc. of the Acad. Nat. Sci. of Philadelphia Vol. VIII pag. 42 1856.
19) LÜHE, M.: Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. in: Handbuch der Tropenkrankheiten, herausgegeben von C. MENSE, Bd. III. Leipzig 1906.
20) MEISENHEIMER, J.: Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb., Abt. f. System. Bd. 25 1907.
21) NOCHT, B. u. MAYER, M.: Trypanosomen als Krankheitserreger. in: KOLLE u. WASSERMANN, Handbuch der pathogenen Microorganismen Bd. 5 1905.
22) PROWAZEK, S.: Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.
23) —: Studien über Säugetiertrypanosomen. I. Ebenda Bd. 22 1905.
24) SALVIN-MOORE, J. E. and BREINL, A.: The Cytology of the Trypanosomes. Part. I. Ann. of Tropical Medicin and Parasitology Vol. I No. 3 1907.
25) SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XIII 1900.
26) —: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.
27) SENN, G.: Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den flagellaten Blutparasiten. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Zur Kenntnis der *Allogromia ovoidea* (Rhumbl.).

Von

B. Swarczewsky.

(Hierzu Tafel XVIII u. XIX.)

Im Jahre 1835 hat Dujardin unter dem Namen *Gromia oviformis* den ersten Vertreter der Gattung *Gromia* beschrieben. Max Schultze erwähnt in seiner berühmten Arbeit „Über den Organismus der Polythalamien“ ein nach seiner Meinung identisches Tier. Der Verfasser gibt dort nicht nur eine schöne Beschreibung und Zeichnung dieses Tieres, sondern auch eingehende Beobachtungen über seine Pseudopodien, Plasmaströmungen in denselben und über die Ernährung der Tiere. Derselbe Verfasser bezeichnet auch die Vielkernigkeit des Tieres als ein besonderes Characteristicum für *Gromia oviformis* Dujard.

Im Jahre 1888 beobachtet Moebius dasselbe Tier in der Kieler Bucht und beschreibt die Zweiteilung, die er als eine Querteilung der Schale zugleich darstellt, ein Prozeß der für einen der *Gromia* verwandten Organismus aus süßem Wasser, *Lieberkhünia*, von Cienkowsky (1876) und Maupas (1882) beschrieben wurde.

Im Jahre 1904 hat Rhumbler, von dem Unterschied der Pseudopodien ausgehend, *Gromia oviformis* von M. Schultze und Moebius von der *Gromia oviformis* Dujardin's abgetrennt und unter dem Namen *Allogromia ovoidea* unter die Reticulosa gestellt. Die *Gromia oviformis* von Dujardin aber meint er als zu den Filosa gehörig betrachten zu müssen.



Es ist wohl möglich, daß die *Gromia oviformis*, die M. SCHULTZE beobachtet hat, in Wirklichkeit keine *Gromia oviformis* von DUJARDIN ist. Es ist aber auch möglich, daß die von M. SCHULTZE beschriebene *Gromia Dujardinii* (1854), die später von SCHAUDINN (1894) als *Hyalopus* bezeichnet wurde, der *Gromia oviformis* von DUJARDIN (1835) entspricht. DUJARDIN's kurze Beschreibung gestattet beliebige Vermutungen über diese rein systematische Frage anzustellen.

Jetzt, wo RHUMBLER die *Gromia oviformis*, die M. SCHULTZE beobachtete, sowie die anderen von GRUBER beschriebenen *Gromia*-Arten, von der *Gromia oviformis* DUJARDIN's als reticulosa von der filosa abgetrennt und unter dem Namen *Allogromia* zusammengefaßt hat, bleibt kein Grund mehr, den Namen *Hyalopus*, den SCHAUDINN für die *Gromia Dujardinii* M. SCHULTZE's gegeben, beizubehalten. Wir müssen auf den ältesten Namen zurückgreifen und diese Form wieder als *Gromia Dujardinii* M. SCHULTZE bezeichnen. [1])

Zu der RHUMBLER'schen systematischen Übersicht der Reticulosen zurückkehrend, finden wir, daß nach ihm *Allogromia ovoidea* (RHUMBL.), die — wie wir annehmen wollen — unserem Tiere entspricht, 1 oder 2 Kerne besitzt (?). M. SCHULTZE, wie schon oben erwähnt, findet bei seinen *Gromia oviformis* DUJ. viele Kerne.

Wie aus dieser kurzen Literaturzusammenstellung ersichtlich ist, sind die Einzelheiten der Organisation unseres Tieres und insbesondere seine Vermehrungsprozesse von den oben erwähnten Autoren gar nicht untersucht.

Wenn wir uns jetzt zu der Literatur, die von den verwandten Organismen handelt, wenden, finden wir eine an zwei Stellen erschienene Arbeit von F. SCHAUDINN über *Hyalopus* (*Gromia Dujardinii* M. SCHULTZE), die als vorläufige Mitteilung im Jahre 1904 publiziert wurde. In dieser Mitteilung konstatiert der Verfasser die Vielkernigkeit dieses Tieres und beschreibt Zwei- und Dreiteilungen, die als Querteilungen verlaufen. Endlich hat der Verfasser auch die Bildung der Gameten, die als Geißelsporen von ihm beschrieben wurden, und ihre Copulation im Inneren der Mutterschale (?) beobachtet. Das weitere Schicksal dieser Copula ist dem Verfasser unbekannt geblieben.

---

[1]) Wenn man feststellen könnte, daß diese *Gromia Dujardinii* von M. SCHULTZE mit der *Gromia oviformis* von DUJARDIN selbst, die RHUMBLER zu den Filosa stellt, identisch ist, müßten wir, für diese Form nicht nur den Namen *Hyalopus* (SCHAUDINN), sondern auch *Gromia Dujardinii* (M. SCHULTZE) verwerfen und den Namen den DUJARDIN gegeben hat — *Gromia oviformis* — beibehalten.



Im Jahre 1907 ist eine auch vorläufige Mitteilung von Zarnick erschienen, wo die Befunde von Schaudinn bestätigt wurden.

Die Tiere, die mir als Material für die vorliegende Arbeit gedient haben, muß ich nach allen Merkmalen als *Allogromia ovoidea* (Rhumbler) bezeichnen. Ich fand sie in einer großen Quantität im Zoologischen Institute München in einem mit Seewasser und Foraminiferensand gefüllten Glas aus Rovigno, das ein oder vielleicht sogar zwei Jahre alt war.

Die Größe der verschiedenen Tiere war sehr verschieden und erreichte in der Länge bei größeren Tieren 0,5 mm.

Die Farbe war meistens gelb, grüngelb oder bräunlichgelb. Die Schale ist in der Mehrzahl der Fälle eiförmig. Manchmal aber waren sehr große Tiere zu finden, deren Form mehr oder weniger lappig erscheint. Im ersten Augenblick machen diese Formen einen Eindruck, als ob wir hier ein Tier, das in Zerfallteilung sich befindet, vor uns haben, oder als ob mehrere (3, 4, 5) Tiere zusammen geflossen wären (Fig. 1). Wenn aber ein solches Individuum fixiert und gefärbt wird, dann sehen wir, daß es sich hier immer bloß um ein einkerniges Tier handelt und daß im Inneren dieses Tieres keine Teilungsprozesse vor sich gehen. Wir haben es hier bloß mit einer unregelmäßigen lappigen Form des Tieres zu tun, die in Fig. 14 dargestellt ist.

Aus der Schalenöffnung, die sich am schmalen Ende der eiförmigen Schale befindet, treten die Pseudopodien in Form langer manchmal dicker, manchmal aber ganz feiner Plasmafäden aus.

Das Plasma des Körpers wie der Pseudopodien ist sehr körnig. Der Weichkörper ist meistens vollständig undurchsichtig. Wegen dieser Undurchsichtigkeit kann man im Weichkörper, wenn zur Untersuchung lebende Tiere vorliegen, nichts als Diatomeenschalen, die teils im Innern des Körpers, teils ganz oberflächlich liegen, beobachten. Umgekehrt sind die Pseudopodien wegen ihrer geringen Dicke fast vollständig durchsichtig und stellen ein günstiges Objekt zur Untersuchung der Plasmaströmung dar.

Hier muß ich auch darauf hinweisen, daß nicht alle Tiere so eine Stellung in bezug auf den Boden haben, wie es bis jetzt beschrieben wurde. Bezüglich der Befestigung der *Gromien* auf ihrer Unterlage wird in der Literatur angegeben, daß die Tiere mit ihrem schmalen, mit der Öffnung versehenen Ende nach unten gerichtet, festsitzen. Diese Angabe ist nicht in allen Fällen zu treffen. Nicht

selten konnte ich beobachten, daß die Lage eines Tieres gerade umgekehrt ist, d. h. daß seine Schalenöffnung nach oben gerichtet ist. Die Pseudopodien, die aus dieser Öffnung heraustreten, steigen zuerst nach unten dem Körper entlang und setzen sich erst dann auf den Boden fest.

Von ein und demselben Tiere können, wie schon oben erwähnt ist, dicke und dünne Pseudopodien ausgehen. Meistens beobachtete ich bei einem Tiere eine, in seltenen Fällen zwei und drei recht dicke Pseudopodien, außerdem zahlreiche sehr zarte Fäden. Hand in Hand mit dem Durchmesser wechselt auch die Länge der Pseudopodien. Die dünnen sind nie mehr als zwei- oder dreimal länger als die Körperlänge, die dickeren überschreiten diese Länge um das Zehn- oder sogar Zwanzigfache. So war z. B. bei einer *Gromia*, deren Längsachse 0,3 mm betrug, das einzige vorhandene dicke Pseudopodium 5 mm lang.

Die beiden Arten von Pseudopodien verzweigen sich gewöhnlich und die sekundären und tertiären Äste können sich durch Anastomosen wieder vereinigen. So entsteht ein wirkliches Pseudopodiennetz entweder um das ganze Tier herum, oder, wie es mir häufig zu beobachten gelang, nur am vorderen, d. h. dem die Öffnung tragenden Teile der Schale.

Wie in anderen analogen Fällen besteht die Hauptfunktion der Pseudopodien darin, Nahrungspartikelchen anzugreifen und dieselben weiter zu dem Tiere selbst zu leiten.

In der Mehrzahl der Fälle fließt die oberflächlichste Pseudopodienplasmaschicht nach dem Körper des Tieres zu, im Innern aber der Pseudopodien sehen wir das Plasma von dem Körper wegfließen.

Hier und da entspringen von dem in Fluß begriffenen oberflächlichen Protoplasma kurze sekundäre Pseudopodien, in denen einzelne Körnchen der Randschicht ihre Bewegung verlangsamen und so angestaut werden. Dabei sind feine kaum wahrnehmbare fädige Verbindungen zum Mutterpseudopodium nach der Basalseite hin zu beobachten. Einige Momente nach der Entstehung fließen solche kaum gebildete kleine Pseudopodien wieder mit dem Hauptpseudopodium zusammen.

Sehr groß ist auch die Quantität der Nahrung, die mit Pseudopodien ergriffen und an das Tier abgegeben wird. In Wirklichkeit wird in der Mehrzahl der Fälle der Körper einer *Allogromia* fast vollständig mit Diatomeenschalen angefüllt.

Diese letztere Tatsache spricht dafür, daß die Verdauungsprozesse bei Gromien nicht in den Pseudopodien, sondern im Körper

selbst vor sich gehen. Wenn außerdem auch eine Verdauung in den Pseudopodien stattfinden sollte, so erhielt diese zweifellos eine sehr untergeordnete Rolle gegenüber der im Tiere selbst.

Soviel ich beobachten konnte, wurde jedes Nahrungspartikelchen, das mit dem Pseudopodium angegriffen worden war, bis zur Schalenöffnung gebracht, wo es im Innern des Tieres endlich verschwand.

Fast jede *Allogromia* ist immer mit einer Unmenge der leeren Diatomeenschalen bedeckt. Die größten Tiere sind sogar so sehr mit einer Masse von Diatomeenschalen bedeckt, daß man nur, wenn man die aus einer solchen Diatomeenanhäufung heraustretenden Pseudopodien sieht, auf das im Inneren sitzende Tier schließen kann. Wenn wir ganz sorgfältig mit Hilfe einer Nadel so ein Tier von der es umgebenden Masse reinigen und weiter einige Tage hindurch beobachten, so sehen wir, daß eine neue Kruste, aus leeren aus der Schalenöffnung des Tieres herausgestoßenen Diatomeenschalen entsteht.

Was die Bewegungen der Tiere anbelangt, so möchte ich sagen, daß, trotzdem von M. Schultze eine selbständige Ortsveränderung des Tieres mit Hilfe der Pseudopodien beschrieben wurde, meiner Ansicht nach die Gromien sich aktiv nur überaus wenig und sehr langsam bewegen können. Sicher dürfen diese Bewegungen in keinen Vergleich zu dem Kriechen der anderen Rhizopoden (z. B. Amöben) gestellt werden. Die geringen Bewegungen der Tiere, die ich beobachten konnte, entstehen durch eine verschiedene Spannung der nach beliebigen, auch entgegengesetzten Richtungen ausgestreckten Pseudopodien. Diese Spannung kann manchmal einen hohen Grad erreichen. In Fällen, wo an irgendeinem Punkte des Pseudopodiums sich eine größere Anzahl Nahrungspartikel sammeln, was gar nicht selten zu beobachten ist, wird an dieser Stelle das Pseudopodium bedeutend verdickt. Trifft nun während der Wanderung diese Anhäufung auf einen hinderlichen querliegenden Algenfaden, dann kann man beobachten, wie das Pseudopodium sich mehr und mehr spannt und so endlich das Tier zu diesem Hindernis hin nach sich zieht.

Dagegen scheint mir eine passive Ortsveränderung sehr oft stattzufinden. Nicht selten konnte ich beobachten, daß die Tiere ihre Pseudopodien eingezogen haben, wobei aus Resten des Pseudopodienplasmas in der Öffnung der Schale ein Pfropf entsteht. In solchem Zustande, der das Resultat irgendeiner ungünstigen Bedingung darstellt, verliert das Tier jeden Zusammenhang mit dem Boden, auf dem es vorher saß, und kann unter der Wirkung des eigenen Gewichtes oder durch die Bewegungen des Wassers an eine andere Stelle getragen werden.

Gehen wir zu der inneren Struktur unseres Tieres über, so finden wir zunächst bei den einzelnen Autoren ganz verschiedene Angaben über die Kernzahl.

So beschreibt M. SCHULTZE (1854) *Gromia oviformis* DUJ. als ein vielkerniges Tier, RHUMBLER (1904) dagegen in seiner Arbeit „Systematische Zusammenstellung der rezenten Reticulosa" gibt 1—2 Kerne an.

Nach den eigenen Beobachtungen an vielen Exemplaren von *Allogromia ovoidea* (RHUMBL.) kann ich hier konstatieren, daß die einkernigen Individuen sehr oft zu treffen sind; etwas seltener, aber immerhin noch in großer Menge wurden mehrkernige Tiere getroffen, in denen die Anzahl der Kerne 5, 10 und sogar mehr betrug. Nie aber habe ich ein Individuum mit 2 Kernen finden können, wenn ich von den später zu schildernden speziellen Fällen absehe.

Nur, sehr selten aber, kommen Individuen vor, die sehr viele kleine Kerne besitzen. In diesen Fällen steigt die Anzahl der Kerne bis 63 und sogar bis 162.

Zwischen den drei hier genannten Kategorien existiert ein Unterschied in biologischen Beziehungen.

Die einkernigen Formen, soweit ich beobachten konnte, haben stets den größten Umfang. So z. B. erreichte die größte einkernige *Allogromia*, die ich die Gelegenheit hatte zu beobachten, bis 0,3 mm in der Länge, die größte vielkernige aber nur bis 0,08 mm. Die Größe der Kerne steht in einkernigen Individuen in bezug auf die Größe der Weichkörper im umgekehrten Verhältnisse. So war z. B. bei den kleinsten einkernigen Individuen, die ich beobachten konnte und die bis 0,03 mm in der Länge erreichten, der Kern im Durchmesser 8 μ groß, bei Tieren aber, die bis 0,3 mm in der Länge messen, erreicht der Kerndiameter 30 μ.

Der Kern hat eine kugelige oder leicht ellipsoidale Form.

Die Struktur des Kernes ist mit derjenigen von *Myxotheca arenilega*, wie sie SCHAUDINN beschrieben hat, völlig identisch.

Die Oberfläche des Kernes stellt eine feste doppelt konturierte Membran dar, die besonders schön zu sehen ist, wenn der Kern bei der Fixation etwas geschrumpft ist (Fig. 15, 16, 22).

Im Kernkörper sind zwei Regionen, eine periphere und eine innere scharf zu unterscheiden. Der periphere Teil, der sich in der Form einer dickwandigen Hohlkugel darstellt, färbt sich sehr stark mit Boraxkarmin und enthält sehr viel Chromatinteile.

In Schnitte zerlegt zeigt der Kern in diesem peripheren Teile eine dicke netzartige Struktur (Fig. 16). Dieses Netz steht in Verbindung mit dem innern Teile, der auch eine netzartige Struktur darstellt, was man ganz schön an den Ausläufern von peripheren Teilen nach dem Innern feststellen kann.

Der innere Teil des Kernes, wie schon oben erwähnt wurde, trägt auch eine Netzstruktur und ist sehr arm an Chromatin. Meistens sieht man in diesem Teile keine weiteren besonderen Gebilde. Manchmal aber sind hier einzelne oder auch mehrere sich schwach färbende zusammengeballte Massen zu sehen, die den Eindruck echter Nucleolen machen. Manchmal, wenn auch sehr selten, ist in diesem innern Kernteile eine Chromatinanhäufung, die man als ein Caryosom bezeichnen könnte, zu sehen (Fig. 13).

Der Kern eines einkernigen Individuums liegt fast immer im adoralen Teile des Tieres.

Das Plasma der lebenden Tiere ist eine ziemlich grobkörnige Masse, die meist eine grünlichgelbe Farbe hat. Die fixierten und gefärbten Exemplare weisen einen alveolaren Bau des Plasmas auf. Nicht selten sind die Alveolen sehr klein und das ganze Plasmanetz erscheint dann als ein sehr dichtes Reticulum. Manchmal aber sind wieder die Plasmavacuolen ziemlich groß.

Fast alle von mir fixierten und untersuchten Tiere enthielten eine größere oder kleinere Anzahl von Fremdkörpern, wie Diatomeen usw. Manchmal war die Quantität dieser Einschlüsse so groß, daß das Innere des *Allogromia*-Körpers aus einer Masse von Nahrungsvacuolen bestand.

Schizogonie.

Die Teilung des Kernes während der Schizogonie bei *Allogromia* erinnert, soweit ich sie aus meinen Präparaten erschlossen habe, an den entsprechenden Prozeß bei *Calcituba polymorpha* Robos., wie er von Schaudinn (1895) beschrieben und als Zerfallteilung bezeichnet wurde.

Die Chromatinsubstanz, die normalerweise in einer oberflächlichen Schicht im Kerne liegt, zerfällt während der Vorbereitung der Vermehrung desselben in kleinere oder größere Stücke, die zuerst als mehr oder weniger kugelige Chromatintropfen der Kernmembran anliegen (Fig. 17). Nach diesem Zerfall verschwindet allmählich die Wabenstruktur des Kernes. Der innere Teil des Kernes schrumpft und die zuerst der Membran anliegenden Chromatinbrocken liegen

jetzt ganz frei im Inneren des Kernes (Fig. 18). Weiterhin verschwindet die Membran des Kernes und die kugeligen Chromatingebilde liegen dann frei im Plasma. Die Zahl dieser Chromatingebilde, sowie auch ihre Größe, kann sehr verschieden sein.

Auf diese Weise teilt sich der Kern in 2, 3 oder sogar mehr Tochterkernanlagen.

Bald beginnt nun die Umwandlung dieser Chromatingebilde in richtige Tochterkerne.

Dieser Prozeß geht, soweit ich ihn beobachten konnte, in folgender Weise vor sich. Um den mehr oder minder kugeligen Chromatinbrocken herum bildet sich eine Tochterkernmembran, der der Chromatinbrocken auf einer Seite dicht anliegt. In der Folge wird die kugelige oder ellipsoide Gestalt des letzteren allmählich verändert und wir haben ein Gebilde vor uns wie es Fig. 19 zeigt. Es stellt einen Kern dar, in welchem die Chromatinmasse noch immer der Membran anliegt.

Im Profil gesehen ist der von der Oberfläche abgewandte Teil des Caryosoms mit Fortsätzen ausgerüstet, welche in den Kern hineinragen. Das ganze Chromatingebilde ist größer geworden und stellt nicht mehr eine homogene Masse dar. Ein folgendes Stadium ist auf Fig. 20 wiedergegeben. Hier sehen wir, daß die Chromatinmasse sich noch weiter verändert hat. Sie zieht sich nach dem Innern des Kernes in die Länge und durchsetzt, in Gestalt feiner Partikelchen, die dem strangförmig angeordneten Liningerüst, das nun sichtbar geworden ist, eingebettet sind, den vorher leeren Kernraum. Ein Teil dieser Chromatinteilchen wandert nun an die Peripherie des Kernes und verteilt sich unter der Membran des Kernes. Diese oberflächliche Chromatinansammlung wird immer größer und größer (Fig. 21) und schließlich sehen wir, daß die ganze Oberfläche des Kernes von einer dichten Chromatinlage eingenommen wird (Fig. 22). Die übrige Chromatinmasse wird immer kleiner und weniger färbbar. Die Längsfädchen, die diese Masse durchsetzen, werden immer dünner und schließlich verschwinden sie vollständig. In dieser Zeit tritt das Wabennetz des Kernes, das vorher nur schwach zu erkennen war, wieder allmählich hervor, so daß schließlich die Tochterkerne eine Struktur annehmen, die der des Mutterkernes gleicht.

An dieser Stelle möchte ich sagen, daß dieser Prozeß der multiplen Kernteilung und der Tochterkernrekonstruktion nicht nur bei der Vermehrung der *Allogromia*, sondern auch bei Umwandlung des einkernigen Tieres in ein vielkerniges stattfindet.

In diesem letzteren Falle wird derselbe Prozeß des Zerfalls wiederholt, wie es Fig. 23 und 24 darstellen. Die Rekonstruktion aber kann von dem oben beschriebenen Typus etwas unwesentlich abweichen. So sehen wir in Fig. 25—27, die die späteren Stadien des Rekonstruktionsprozesses darstellen, daß die Chromatinmasse schließlich in das Innere des Tochterkernes hineintritt und hier eine sternförmige Figur bildet. Das Chromatin wird meistens auf die Oberfläche des Kernes verteilt, manchmal aber bleibt etwas Chromatin im Innern des Kernes und bildet hier ein oder mehrere Chromatinkörperchen, die auch bei einigen einkernigen Individuen zu sehen sind. Die Reste der Nucleolarsubstanz, die im Inneren des Kernes bleiben, können unter Umständen die ganz blaß sich färbenden Nucleolen bilden, die im Kerne (Fig. 15) zu treffen sind.

Das Endresultat solcher multiplen Kernvermehrung kann eine verschiedene Zahl der Tochterkerne sein. So sehen wir Tiere, in welchen 2, 3, sogar 5 und mehr Tochterkerne liegen. Hier ist auch zu bemerken, daß die Größe der Tochterkerne ungleich sein kann. So zeigt uns Fig. 28 ein Tier, in welchem die beiden Tochterkerne ungefähr gleich groß sind. In der Fig. 29 aber ist ein anderes Tier mit zwei verschieden großen Tochterkernen dargestellt. Fig. 30 und 31 zeigen die Tiere mit 3 gleich- bzw. verschieden großen Tochterkernen. Endlich in Fig 32 sehen wir ein *Allogromia*-Exemplar, in dem der Kern sich in 5 ungleiche Tochterkerne geteilt hat.

Ob in solchen Fällen, wo die ungleichgroßen Tochterkerne als Vermehrungsprodukte des Mutterkernes vorkommen, die größeren Kerne sich weiter teilen, bis sie alle die gleiche Größe erreichen, ist mir unbekannt geblieben. Wahrscheinlich ist es der Fall. Denn die Größe der Kerne war in den Fällen, wo ich einer Aufteilung des Muttertieres in Tochtertiere beobachten konnte, immer fast die gleiche.

Nach der Kernvermehrung tritt eine multiple Teilung des Muttertieres ein. Das Tier teilt sich in mehrere einkernige Tochterindividuen, die in der Mutterschale einige Zeit bleiben und hier ihre eigenen Schalen bilden. Fig. 2 zeigt uns ein großes Tier, daß in 8 Tochtertiere zerfallen ist und nach dem Leben gezeichnet wurde. Fig. 33 stellt ein anderes Tier dar, das schon fixiert und gefärbt ist. Wir sehen hier, daß das Tier sich in 7 Tochtertiere (eines von ihnen liegt unter den anderen und ist fast nicht zu sehen) geteilt hatte. Die Tochterkerne sind schon vollständig rekonstruiert. Sie stellen chromatische Hohlkugeln dar. Im Inneren der Kerne sind mehr oder weniger die Chromatinreste zu sehen. Die Größe der

Kerne ist nicht ganz gleich in verschiedenen Tieren, doch sind diese Variationen keine bedeutenden. Jedes Tochtertier ist schon mit seiner eigenen Schale umgeben.

Ein Auskriechen der Tochtertiere aus der Mutterschale konnte ich nie beobachten. Auch kommt meiner Meinung nach diese Tatsache nie vor. Die Öffnung der Mutterschale scheint mir zu klein zu sein, um eine so große Masse wie die Körper der Tochtertiere, die schon mit einer Schale bedeckt sind und ihre Gestalt nicht mehr verändern können, durchtreten zu lassen. Wahrscheinlicher scheint mir zu sein, daß die Mutterschale, die nun vom Weichkörper abgesondert ist, rasch abstirbt und die Tochtertiere in der Freiheit entläßt. Sehr oft habe ich Gruppen von kleinen *Allogromien*, die zu je 2, 3 oder mehr dicht zusammenliegen, gefunden. Der Bau der Kerne dieser Tiere zeigte, daß sie nicht lange vorher durch eine Teilung entstanden sind, und man konnte annehmen, daß diese Tiergruppe durch Teilung eines großen Tieres entstanden sei. Diese Ergebnisse geben mir den Grund, um die oben erwähnte Behauptung auszusprechen.

Daß die leeren oder mit einem abgestorbenen Tier gefüllten Schalen sehr bald quellen, ihre ziemlich feste Konsistenz verlieren und schließlich verschwinden, hatte ich nicht selten die Gelegenheit zu beobachten.

Kein einziges Mal hatte ich Gelegenheit, eine Zweiteilung der *Allogromien*, die quer der Längsachse geht, zu beobachten, wie es Moebius (1888) in der Arbeit „Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht“ beschreibt und wie es von Maupas (1882) und Penard (1907) für *Lieberkühnia*, eine der *Allogromia* verwandte Form aus dem Süßwasser angegeben ist.

Gamogonie.

Von Zeit zu Zeit kann man beobachten, daß ein oder das andere Tier seine Pseudopodien zusammenzieht. Die Schalenöffnung wird wie mit einem Pfropf mit Resten des Pseudopodienplasmas geschlossen. Der Inhalt der Schale, der Weichkörper des Tieres beginnt seine früheren runden Konturen zu verlieren und wird allmählich mehr und mehr mit Höckerchen bedeckt (Fig. 3), die meist als kleine halbkugelige Gebilde heraustreten, ohne die ganze Oberfläche des Tieres zu bedecken. Mit der Zeit aber wird die ganze Oberfläche höckerig und wir haben anstatt eines gewönlichen Allogromiaweichkörpers ein Gebilde, das an eine Morula erinnert,

(Fig. 4). In dem Falle, der in Fig. 3 und 4 dargestellt ist besteht zwischen den beiden abgebildeten Stadien ein Intervall von 2 1/2 Stunden.

Während dieses Prozesses tritt auch in der Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle eine Veränderung in der Konsistenz der Schale ein, die in einer Aufquellung derselben besteht.

Im weiteren Verlauf des Prozesses sondern sich die halbkugeligen Gebilde als kleine Körper ab, die gleich nach der Loslösung von dem Muttertiere beginnen sich ganz langsam amöboid zu bewegen. Diese Loslösung der Amöben geht meistens sehr langsam vor sich und in der Mehrzahl der Fälle sondern sich nicht alle amöboide Körper in der gleichen Zeit von dem Mutterkörper ab. Gewöhnlich entstehen gleichzeitig 1—3 Amöben, die nach einiger Zeit die Mutterschale verlassen. Nach einer weiteren Pause wird dieser Prozeß wiederholt usw. Nur einmal beobachtete ich, daß die ganze *Allogromia*-Oberfläche gleichzeitig in Amöben zerfiel.

Nach Beendigung dieses Prozesses bleibt ein Teil des Mutterkörpers in der Schale übrig und stirbt schließlich ab.

Auf diese Weise entstandene amöboide Körper stellen kleine mit einer pulsierenden Vacuole versehene und ganz dicht mit grünlichen Körnchen gefüllte Körper dar (Fig. 5). Im Inneren konnte man keinen abgesonderten Körper, den man als Kern bezeichnen könnte, beobachten.

Ihre Größe betrug 6—8 μ im Durchmesser.

Die Zahl der aus einem Tier entstandenen Amöben konnte ich nicht genau feststellen, auf alle Fälle ist sie nicht weniger als 100 Stück.

Einige Zeit nach der Loslösung erfolgt im Körper dieser Amöben gewissermaßen eine Konzentration der grünlichen Körperchen zu einer dichten zentralen Ansammlung, die wir als Kern bezeichnen können. Nach der vollständigen Kernrekonstruktion bleiben noch einige grüne Körnchen im Plasma übrig, die teils aus dem Plasma eliminiert, teils wahrscheinlich von dem Plasma selbst absorbiert werden. Endlich kommt eine Amöbe zustande, die das Chromatin nur im Kerne besitzt.

So sieht der Prozeß der Entstehung und Verwandlung der amöboiden Körper aus, wenn wir ihn am lebenden Tier beobachten.

Eine Reihe der Präparate, die zum Teil als Totalpräparate, zum Teil aber als Schnitte von mir angefertigt wurden, zeigen die innern Veränderungen im *Allogromia*-Körper während des Prozesses der Amöbenbildung.

In den Fällen, die von mir beobachtet wurden, nahmen an dem Amöbenbildungsprozeß nur die mehrkernigen Individuen Teil. Diese Individuen hatten immer 8—14 Kerne (Fig. 34). Vor der Amöbenbildung tritt ein Prozeß der Chromidiumbildung auf. Die Kerne verlieren allmählich ihr Chromatin und stellen schließlich ganz schwach färbbare Blasen mit sehr deutlicher innerer Netzstruktur dar (Fig. 35—38). Die Chromatinpartikelchen, die aus den Kernen herausgetreten sind, sammeln sich auf der Oberfläche des Tieres, wo eine ziemlich dicke, sehr stark mit Borax-Karmin und Eisenhämatoxylin färbbare Schicht gebildet wird (Fig. 35). In dieser Weise wird ein oberflächlich liegendes Chromidialnetz erzeugt.

Im weiteren Verlauf des Prozesses zerfällt diese stark mit Chromatin imprägnierte Oberfläche in einzelne Stücke (Fig. 37, 38), die überaus dicht strukturiert sind und meist keine Chromatingebilde, die man als Kern bezeichnen könnte, enthalten, sondern gleichmäßig von feiner chromatischer Substanz durchsetzt sind. Manchmal aber ist in einigen von ihnen ein kugeliges, etwas mehr als die übrige Körpermasse färbbares Gebilde zu beobachten, das ich als eine Kernanlage anspreche (Fig. 37).

Wenn die ganze Oberfläche in solche mehr oder minder abgerundete Körper zerfällt, bekommen wir ein Stadium, das in der nach einem Totalpräparat angefertigten Figur (Fig. 39) dargestellt ist und dem in Fig. 4 nach dem Leben dargestellten entspricht.

Die zuerst kernlosen Amöben sind mit Chromatinkörnchen überfüllt und entsprechen auf diesem Stadium dem Fig. 5 dargestellten Gebilde, das am Leben ganz grün von Chromatinpartikelchen erscheint.

Etwas früher oder später wird nach der Ablösung der Amöbe von dem Muttertier allmählich der Kern aus Chromatinpartikelchen rekonstruiert, die Amöbe selbst breitet sich flächenhaft aus und wir können ein Gebilde sehen, das in Fig. 40 dargestellt ist. Dieses Gebilde stellt eine Amöbe dar, bei welcher schon ein ziemlich kompakter und großer Kern zu sehen ist. Außer dem Kerne sehen wir auch im Plasma einer solchen Amöbe noch eine große Anzahl ganz kleiner Chromatinkörnchen.

In Fig. 41 ist ein weiterfolgendes Stadium dargestellt. Hier finden wir im Plasma des Tieres schon fast keine Chromatinkörnchen mehr. Die Größe der Amöbe scheint in diesem Stadium durch die weitere Abflachung des Körpers noch mehr zuzunehmen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung haben wir eine Amöbe vor uns, die einen

typischen bläschenförmigen Kern und keine chromatischen Bestandteile mehr besitzt.

So entstehen die Isogameten.

Wenn wir uns jetzt zu der entsprechenden Literatur wenden, so finden wir in den zwei dazu gehörenden Arbeiten Spuren von dem von mir oben beschriebenen Prozeß der Gametenbildung.

Nämlich in der Arbeit von Moebius (1888) „Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht“ treffen wir folgendes: „Eines meiner beiden Individuen (der Verfasser hatte nur 2 Exemplare von *Gromia oviformis* Duj. in der Kieler Bucht gefunden) hatte eines Tages seinen Plasmaleib von der Schale zusammengezogen. In dem Zwischenraume zwischen der Schale und dem Leib lag eine Plasmakugel und dieser gegenüber war am Plasmaleibe eine warzenförmige Erhöhung. War das ein Keimbildungszustand?“ [1]) Es ist sehr wohl möglich, daß der hier von dem Verfasser beschriebene Befund etwas mit der Bildung von amöboiden Gameten zu tun habe. Wenn die Tiere sich in ungünstigen Bedingungen befinden und zu solchen Bedingungen muß eine Züchtung der Tiere in der feuchten Kammer und unter Deckgläschen gerechnet werden, dann verläuft der Prozeß der Gametenbildung anormal und fast immer sterben die Tiere, noch bevor der Prozeß zu Ende gebracht wird, ab. Ich habe öfters versucht, meine Tiere unter solchen Bedingungen zu züchten und nie habe ich ein gutes Resultat bekommen. Nur in den großen Schalen, wie Petrischalen z. B., in welchen eine für die Tiere genügende Wasserquantität sich befand, können diese Tiere gut leben und sich vermehren.

Den Prozeß weiter zu verfolgen gelang Moebius nicht, weil er bald nachdem er seine Beobachtung gemacht hatte, die beiden Tiere zufällig zerquetschte und keine weiteren Exemplare fand.

Einen anderen Fall, wo wir den gleichen oben von mir beschriebenen Prozeß vermuten können, finden wir in Gruber's Arbeit „Die Protozoen des Hafens von Genua“. Hier beschreibt der Verfasser eine bisher unbekannte *Gromia* sp. die er in nur zwei Exemplaren gefunden hatte, folgendermaßen: „Der Inhalt der Schale, also der eigentliche Protoplasmakörper, war bei beiden Exemplaren kugelig zusammengezogen und zeigte sich als bestehend aus einer Menge grünlich-gelber Kugeln, die dicht nebeneinander gedrängt eine

[1]) l. c. S. 16.



Maulbeergestalt hervorbrachten. Jede einzelne Kugel bestand aus einem stark granulierten Inhalt und es schien mir nicht, als ob sie als Chlorophyllkörper anzssehen hätte .... Über den Kern bin ich leider nicht imstande Angaben zu machen." [1])

Wenn man zu dieser Beschreibung noch die vom Verfasser gegebene Figur (Taf. VIII. Fig. 13) hinzunimmt, so scheint es mir, daß kein Zweifel bestehen kann, daß hier nicht von einer besonderen *Gromia*-Art die Rede sein kann, sondern daß es sich um eine Vermehrung handelt, welche der von mir beobachteten Gamogonie entspricht.

Kurze Zeit nach der Ablösung von dem Muttertier, nach der vollständigen Umwandlung der Gameten aus monerenartigen Tieren in gewöhnliche Amöben, tritt die Copulation ein.

An den lebenden Objekten den Prozeß der Copulation zu verfolgen, ist mir nicht gelungen. Ich hatte aber eine von meinen Kulturen, in welchen die Gametenbildung stattgefunden hatte, fixiert und hier die ganze Präparatenreihe, die mir die Copulationsvorgänge zeigt, gefunden.

Die zwei Amöben fließen zusammen und wir haben eine etwas größere Amöbe mit zwei gleichgroßen Kernen und zwei Vacuolen vor uns (Fig. 42). Weiter nähren sich die Kerne, bis sie ganz dicht aneinander liegen (Fig. 43). Hier tritt die Caryogamie ein. Die beiden Kerne verschmelzen. Dieses Stadium des Prozesses sehen wir in Fig. 44, 45. Währenddem wird der Körper der Copula an Umfang kleiner und nimmt allmählich in seiner mittleren Region eine mehr und mehr kugelige Form an.

Nach der Copulation haben wir eine Amöbe vor uns, die sich überaus langsam mit Hülfe sehr breiter flacher Lobopodien bewegt (Fig. 6). Von Zeit zu Zeit findet eine Nahrungsaufnahme statt. Die Nahrung besteht ebenso wie bei erwachsenen *Allogromien* aus Diatomeen (Fig. 7). Allmählich wird der Körper, wie schon oben erwähnt ist, in der mittleren Region dicker und nimmt hier bald eine halbkugelige Form ein. Nach einiger Zeit, während der diese mittlere Region sich mehr und mehr wölbt, wird hier eine cuticulurartige oberflächliche Schicht abgesondert und wir haben vor uns ein Tier, dessen Körper aus zwei Teilen besteht. Der mittlere Teil des Körpers

[1]) l. c. S. 18, 19.

stellt ein gewölbtes, mit einer feinen weichen Schale versehenes Gebilde dar, die Unterlage dieses gewölbten Teiles eine dünne Plasmaschicht. die als Lokomotions- und nahrungaufnehmendes Organ dient. Der Kern findet in dem gewölbten Teil des Körpers Platz (Fig. 8).

Im weiteren Verlauf der Umwandlung wird der Körper immer mehr und mehr gewölbt und nimmt eine kugelige oder ellipsoide Form ein. Schließlich ist fast der gesamte Körper mit einer dünnen Schale bedeckt und nur ganz unten bleibt eine runde, ziemlich große Öffnung, die für das Austreten der dicken kurzen Pseudopodien dient (Fig. 9, 10, 46).

Die Pseudopodien werden immer länger und dünner und beginnen sich zu verästeln (Fig. 11 und 12). Der Kern nimmt an Umfang zu. Es kommt so die kleine *Allogromia*, die in fixiertem und gefärbtem Zustande in Fig. 47 wiedergegeben ist, zustande. Auch die Struktur des Kernes wird allmählich verändert. Wie diese Veränderungen vor sich gehen, konnte ich nicht feststellen und hier möchte ich nur die Tatsache erwähnen, daß anstatt eines bläschenförmigen, charakteristischen Amöbenkernes in den jungen *Allogromia* ein Kern mit einer hohlkugeligen Chromatinanordnung und einigen Chromatinkörnchen im Inneren der Kugel zu sehen ist. Diese Struktur des Kernes entspricht vollständig dem Bau des Kernes eines großen Tieres, wo wir in der Mehrzahl der Fälle eine oberflächliche Chromatinschicht beobachten.

Vielkernige Formen.

Wie schon am Anfang dieser Arbeit erwähnt wurde, sind die vielkernigen *Allogromia ovoidea* nicht selten zu finden. Als vielkernige bezeichne ich solche Formen, die 40, 60 und sogar 160 Kerne enthalten. Solche Tiere sind in der Mehrzahl der Fälle mittelgroß. Ihre Kerne sind kleine, kugelige Gebilde, von 2 bis 4 μ im Diameter. Diese Kerne sind ebenso wie die der einkernigen oder mehrkernigen Exemplaren gebaut. Eine dichte oberflächliche Chromatinzone ist auch für sie charakteristisch.

Das Schicksal dieser vielkernigen Formen ist mir vollständig unbekannt geblieben. Meine *Allogromia*-Kulturen, die ich während Februar und März in München studierte, sind allmählich zugrunde gegangen und meine Versuche, ein neueres Material in Rovigno selbst zu sammeln oder aus Triest geschickt zu bekommen, sind ohne jeden Erfolg geblieben.

Infolgedessen möchte ich hier nur die Vermutung aussprechen, daß es wohl möglich sei, daß die besagten vielkernigen Tiere eine Ausgangsform für eine agamogene Generation darbieten.

An dieser Stelle will ich noch einmal erwähnen, daß ich die Gamogonie nur bei den mehrkernigen Formen beobachtet habe. Für die Frage, ob die einkernigen Formen auch an dem gamogenetischen Prozesse teilnehmen können, habe ich keine Beobachtungen gesammelt. Es ist aber wohl möglich, daß in diesem Falle auch derselbe Prozeß stattfindet. Einmal habe ich eine große einkernige *Allogromia* gefunden, die in Schnitte zerlegt folgendes Bild bot: der Kern war im Vergleich zu dem gewöhnlichen Zustande blasser geworden und die ganze Oberfläche des Tieres stellte eine chromatinreiche Schicht dar (Fig. 48). Das ganze Bild erinnert an die, die in mehrkernigen Exemplaren vor der Gametenbildung, von mir beschrieben wurden.

Solch ein Stadium eines einkernigen Tieres hatte ich nur einmal die Gelegenheit zu beobachten. Ob es ein noch unbekannter Prozeß sei, oder ob wir in diesem Falle auch mit einem der Gamogonie vorgehenden Prozeß zu tun haben, blieb mir vollständig unbekannt.[1])

Wenn wir jetzt zu den Arbeiten, die überhaupt von der vegetativen Vermehrung bei den verschiedenen Protozoen handeln, uns wenden, um eine Verwandtschaft zwischen den von mir bei *Allogromia ovoidea* beobachteten Tatsachen und denen, die bei anderen Rhizopoden eruiert wurden, zu suchen, müssen wir gleich auf die bekannte Arbeit von Schaudinn über *Calcituba* hinweisen. Bei diesem Tiere hat Schaudinn eine Zerfallteilung des Kernes vor der Teilung des ganzen Tieres in mehrere Tochtertiere nachgewiesen. Auch für die ganze Reihe *Polythalamien* wie *Miliolena seminulum* L., *Ammodiscus gordialis* Pr. J., *Discorbina globularis* d'Orbigny und *Polystomella crispa* L. erwähnt derselbe Verfasser eine Zerfallteilung des Kernes. In allen diesen Fällen haben wir immer eine agamogene Generation vor uns.

[1]) In der Arbeit von F. Schaudinn über *Myxoteca arenilega* sind in Fig. 4 und 7 zwei Schnitte durch zwei mit Boraxkarmin gefärbte Tiere wiedergegeben. Die beiden Figuren zeigen, daß die oberflächliche Plasmaschicht sehr stark mit Karmin gefärbt ist. In der Arbeit selbst finden wir nichts darüber. Der Verfasser scheint dieser Struktur keine Aufmerksamkeit geschenkt zu haben.



Die oben beschriebene vegetative Vermehrung bei *Allogromia* stellt eine Zwischstufe, wie ich glaube, zwischen Zweiteilung und Agamogonie dar. Der Kern teilt sich bei diesem Tiere in zwei oder mehrere Tochterkerne durch eine Zerfallteilung, die an die von *Calcituba* erinnert. Der Weichkörper folgt dieser Kernteilung nach, so daß entweder zwei oder mehrere Tochtertiere entstehen. In Wirklichkeit kann man in diesem Falle nicht ganz genau wissen, ob die von einer Zweiteilung oder einer Agamogonie die Rede ist. Wenn wir nun jetzt noch die vielkernigen Formen erwähnen, die wir sehr wahrscheinlich als wirkliche Agamonten ansehen dürfen, dessen eine agamogene Generation nachfolgt und wenn wir uns außerdem erinnern, daß die Art der Entstehung dieser fraglichen vielkernigen Formen eine große Ähnlichkeit aufweist mit den Kernteilungen, die zu einem wirklichen Zerfall des Tieres führen, so liegt die Vermutung nahe, daß dieser Prozeß tatsächlich einen Übergang zwischen Zweiteilung und Agamogonie darbietet.

Die Prozesse, die vor der Gamogonie bei *Allogromia* ablaufen, kann man auch in eine Reihe mit denen der Polythalamien stellen; doch muß man dabei eine gewisse Vorsicht walten lassen. Die Vorbereitungen zu diesem Prozeß, wie sie bei *Polystomella crispa* L. von F. Schaudinn (1895) und neuerdings bei *Peneroplis pertusus* (Forskål) von F. Winter beschrieben wurden, bestehen in einem Prozeß der Kerndegeneration und einer Hand in Hand mit dieser gehenden Chromidiumbildung. Noch einen ähnlichen Fall finden wir bei *Mastigamöben* (Goldschmidt 1907). Aber auch hier tritt nach dem Austreten der Chromidien aus dem Kerne eine Kerndegeneration ein. Bei *Allogromia* jedoch konnte ich den Kerndegenerationsprozeß nicht konstatieren. Das ganze Chromatin wird von den Kernen ins Plasma entleert, wo es die oberflächliche Chromidialschicht bildet. Es handelt sich hier um einen Unterschied, der, scheint mir, mehr eine quantitative als qualitative Bedeutung haben muß.

Goldschmidt und Schaudinn nehmen einen Dualismus des Chromatins an. Ein Chromidium, wie es uns *Allogromia* zeigt, muß nach der Terminologie von Goldschmidt als ein Sporetium angesehen werden, eine Bezeichnung, welche die Chromidialnetze, die nur aus reinem propagatorischen Chromitin bestehen, von solchen, die aus Idio- und Trophochromatin sich zusammensetzen, unterscheidet. Wenn so ein Chromidium (Sporetium) entsteht, bleibt das Trophochromatin des Kernes im Kerne selbst übrig und geht zugrunde. Nach der Hypothese vom Dualismus des Chromatin erklärt sich diese Degeneration der Kerne im Falle einer Sporetiumbildung als

Degeneration des Trophochromatins. Wenn aber das ganze Chromatin aus dem Kerne für die Gametenbildung, wie bei *Allogromia* der Fall ist, heraustritt, dann bleibt selbstverständlich kein Trophochromatin in dem Kerne übrig. In diesem Falle, glaube ich, können wir deshalb auch nicht von einem Sporetium reden, trozdem sich aus ihm im weiteren Verlauf des Prozesses die Sporenkerne entwickeln.

In diesem Falle wie auch bei Süßwasserthalamophoren können die Chromidien nicht als Sporetien im Sinne von Goldschmidt verstanden werden.

München, Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

1835 Dujardin: Observations nouvelles sur les pretendus Céphalopodes microscopiques. Ann. d. Sci. nat. Ser. 2 Bd. III.

1835—36 —: Recherches sur les organismes inférieures. Ann. d. Sci. nat. Ser. 2 Bd. IV, V.

1837 —: Sur une nouvelles espèce de Gromia et sur les Difflugies. Ann. d. Sci. nat. Ser. 2 Bd. VIII.

1854 Schulze, M.: Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.

1856 — Beobachtungen über die Fortpflanzung der Polythalamien. Arch. f. Anat., Phys. u. Mediz. 1856.

1875 Schultze, F. E.: Rhizopodenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.

1876 Cienkowsky: Über einige Rhizopoden und verwandten Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.

1882 Maupas: Sur le Lieberkühnia, Rhizopode d'eau d'ouce multinucleé. C. R. de l'Acad. d. Sc. Bd. XCV.

1884 Gruber, A.: Die Protozoen des Hafens von Genua. Nova Acta Acad. Leop. Carol. ger. Bd. 46.

1888 Moebius: Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. Abh. kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Phys. Abt. 1888.

1894 Schaudinn, F.: Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. Sitz.-Ber. d. Ges. naturw. Freunde Berlin. 1894.

1894 —: Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. Naturw. Wochenschr. 1894.

1894 —: Myxotheca arenilega n. g. n. sp. Ein neuer mariner Rhizopod. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVII.

1894 —: Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XIV.

1894 —: Untersuchung an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Robos. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIX.

1904 Rhumbler, L.: Systematische Zusammenstellung der recenten Reticulosa. Arch. f. Protistenk. Bd. III.

1907 Pénard, E.: Recherches biologiques sur deux Lieberkühnia. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.

1907 Zarnik: Über eine neue Ordnung der Protozoen. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg 1907.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe ausgeführt. Fig. 1—12 beziehen sich auf lebende Objekte und sind mit Hilfe der ZEISS'schen Wasserimmersion D* entworfen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Eine lappenförmige *Allogromia ovoidea.* Im oberen Teile der Figur sind die Pseudopodien abgeschnitten. × 110.

Fig. 2. Ein Tier nach der multiplen Teilung. Im Inneren der Mutterschale sind die Tochtertiere mit ihren eigenen Schalen zu sehen. × 330.

Fig. 3 u. 4. Zwei aufeinander folgende Stadien der Gametenbildung. Die beiden Figuren wurden von ein und demselben Tier gezeichnet. Zeitintervall zwischen den beiden Stadien $2^1/_2$ Stunden. × 440.

Fig. 5. Ein amöboider Gamet, dessen Körper ganz voll von Chromatinpartikelchen ist (grüne Körnchen). × 990.

Fig. 6 u. 7. Einkernige Amöben, die aus einer Copula entstanden sind. × 990.

Fig. 8. Eine Amöbe mit gewölbter mittlerer Region des Körpers, bei dem bereits eine Schalenabsonderung stattfindet. × 990.

Fig. 9 u. 10. Ganz junge *Allogromia* mit kurzen und dicken Pseudopodien. × 990

Fig. 11 u. 12. Etwas weiter entwickelte junge Allogromien. × 990.

Tafel XIX.

Fig. 13. Eine einkernige *Allogromia ovoidea.* Im Kern ist ein Zentralkörper zu sehen. Totalpräparat. × 750.

Fig. 14. Ein lappenförmiges einkerniges Tier. Totalpräparat. × 750.

Fig. 15. Ein Kern aus einem einkernigen Tier. Im Innern mehrere Nucleolen. (Aus einem zerquetschten Totalpräparat.) × 750.

Fig. 16. Ein Quadrant des Kernes aus einkernigem Tier. Schnitt. × 2250.

Fig. 17 u. 18. Zwei Stadien der Zerfallteilung des Kernes. × 1500.

Fig. 19—22. Vier nacheinander folgende Stadien der Rekonstruktion des Tochterkernes, nach der Zerfallteilung des einzigen Mutterkernes. × 2250.

Fig. 23 u. 24. Zwei aufeinander folgende Stadien der Zerfallteilung des Kernes im mehrkernigen Tiere. × 1500.

Fig. 25—27. Rekonstruktion der Kerne bei Umwandlung eines mehrkernigen Tieres in ein vielkerniges Tier. × 2250.

Fig. 28—32. Tiere mit den nach der Zerfallteilung des Mutterkernes sich rekonstruierenden Tochterkernen. Totalpräparat. × 750.

Fig. 33. Ein Tier, das schon in Tochtertiere zerfallen ist. Totalpräparat. × 750.

Fig. 34. Eine mehrkernige *Allogromia* vor der Gametenbildung. Totalpräparat. × 750.

Fig. 35—38. Verschiedene Stadien der Chromidien- und Gametenbildung. Schnitte. × 750.

Fig. 35. Die Kerne sind noch mit Chromatin erfüllt. Auf der Oberfläche des Tieres aber beginnt schon ein Chromidialnetz sich zu bilden.

Fig. 36. Die Kerne sind schon ganz blaß geworden. Die Oberfläche des Tieres stellt ein stark chromatisches Netz dar.

Fig. 37 u. 38. Die Oberfläche des Tieres zerfällt in amöbenartige kernlose Gameten.

Fig. 39. Zerfall der Oberfläche des Tieres bei der Gametenbildung. Totalpräparat. × 750.

Fig. 40. Ein Gamet mit sich rekonstruierendem Kern. Das Plasma ist mit feinen Chromatinpartikelchen erfüllt. × 1000.

Fig. 41. Ein Gamet mit fast rekonstruiertem Kern und sehr wenige Chromatinkörnchen im Plasma. × 1000.

Fig. 42—44. Copulation der Gameten. × 1000.

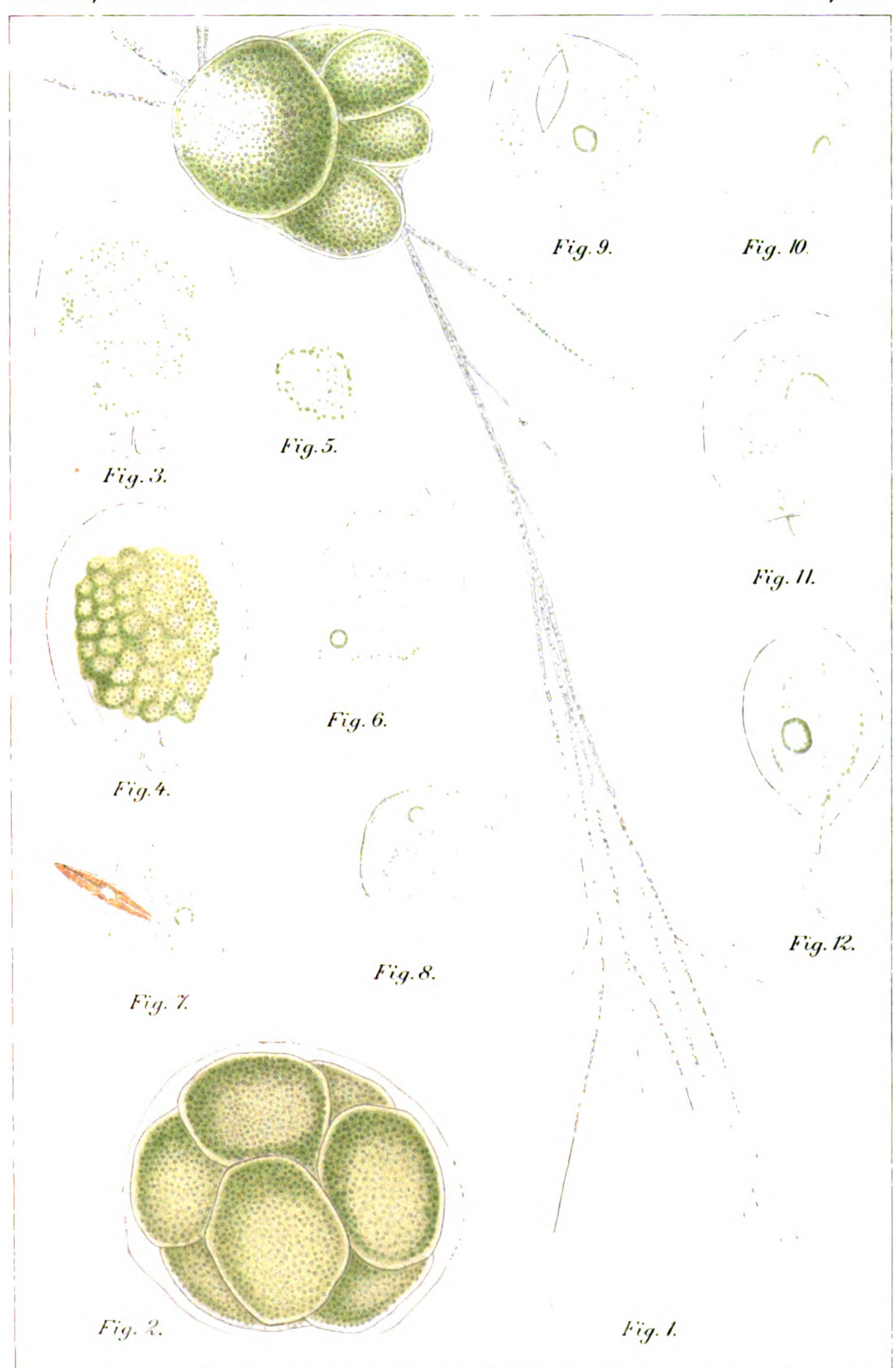
Fig. 45. Eine Amöbe nach der Copulation (die Caryogamie ist noch nicht vollständig abgelaufen). Am mittleren gewölbten Teil des Körpers findet eine Absonderung der Schale statt (der Fig. 8 entsprechend). × 1000.

Fig. 46. Eine junge *Allogromia*, der Fig. 9 u. 10 entsprechend. × 1000.

Fig. 47. Eine junge vollständig ausgebildete *Allogromia*. × 1000.

Fig. 48. Ein Teil des Schnittes durch eine einkernige *Allogromia*, die auf ihrer Oberfläche eine an Chromatin reiche Schicht aufweist. × 750.

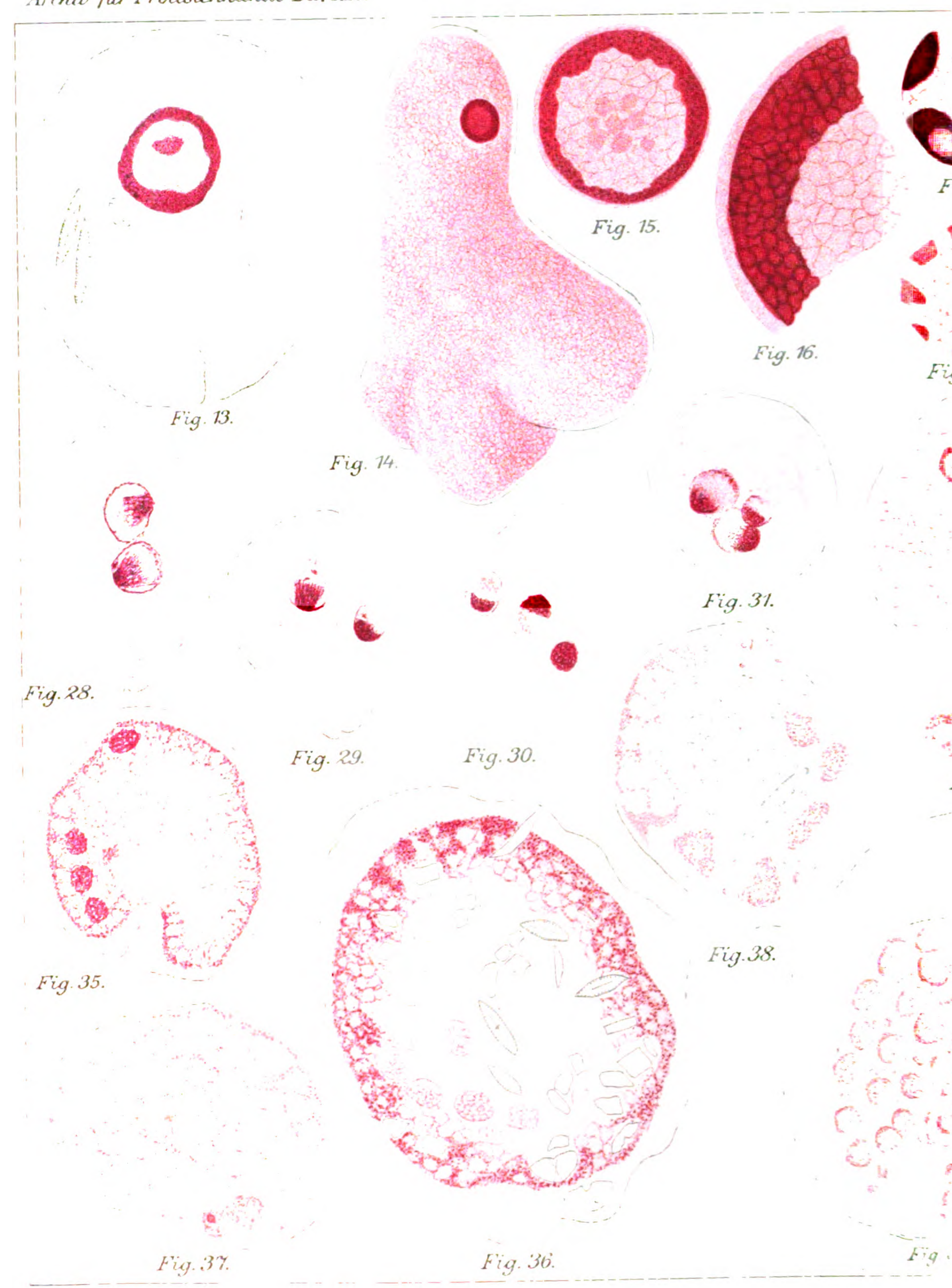
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.



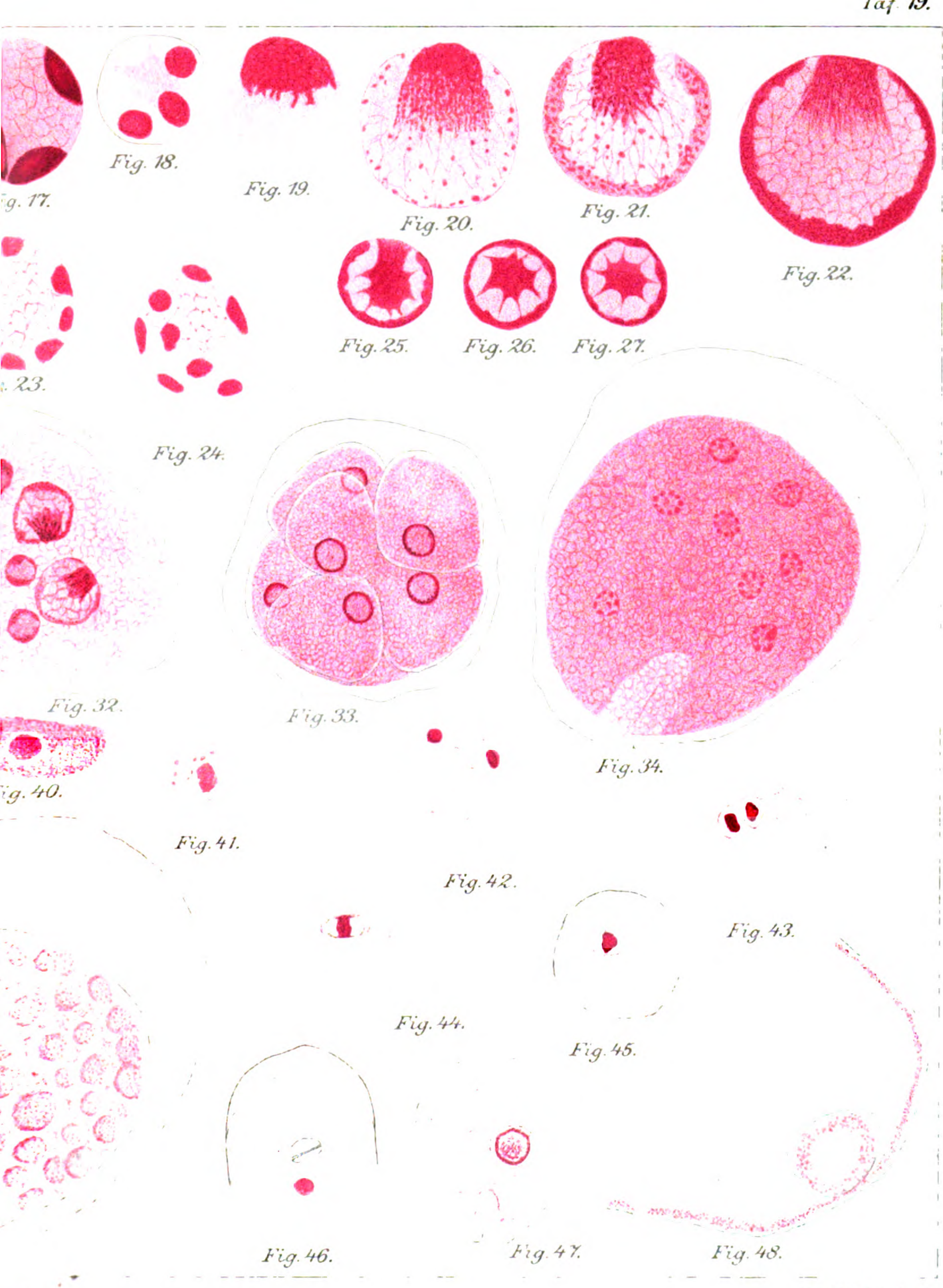
B. Swarczewsky gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena


Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 31.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 37.
Fig. 38.

Taf. 19.



Fischer in Jena



